

**Untersuchungen zu Wechselwirkungen zwischen
Folsomia candida (Collembola) und verschiedenen
bodenbewohnenden Pilzen**

Von der Fakultät für Umweltwissenschaften und Verfahrenstechnik der
Brandenburgischen Technischen Universität Cottbus zur Erlangung des
akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften
genehmigte Dissertation

vorgelegt von

Jörg Böllmann

Master of Science der Biologie

aus Neubrandenburg

März, 2009

Gutachter: Prof. Dr. Dr. hc R.F. Hüttl

Gutachter: Prof. Dr. W. Heyser

Tag der mündlichen Prüfung: 12. November 2009

Jörg Böllmann

Untersuchungen zu Wechselwirkungen zwischen *Folsomia candida* (Collembola) und
verschiedenen bodenbewohnenden Pilzen

ISSN 1436-0918

ISBN 978-3-937728-08-7

Dissertation an der Brandenburgischen Technischen Universität Cottbus

Von der Fakultät für Umweltwissenschaften und Verfahrenstechnik der
Brandenburgischen Technischen Universität Cottbus zur Erlangung des akademischen
Grades eines Doktors der Naturwissenschaften genehmigte Dissertation

vorgelegt von Jörg Böllmann, Master of Science in Biologie, aus Neubrandenburg

Gutachter: Prof. Dr. Dr. h. c. R. F. Hüttl

Prof. Dr. W. Heyser

Tag der mündlichen Prüfung: 12.11.2009

© 2009 Jörg Böllmann

Rudolf-Breitscheid-Str.74, 03046 Cottbus

Impressum

Herausgeber: Prof. Dr. Dr. h.c. Reinhard F. Hüttl

Schriftleitung: Dr. Jens Wöllecke

Lehrstuhl für Bodenschutz und Rekultivierung

BTU Cottbus

Postfach 101344

03013 Cottbus

Tel.:0355-69-4337

Fax:0355-69-2323

e-mail:jens.woellecke@tu-cottbus.de

Satz, Layout, Druck: Druck+Satz

Freienhufener Str. 4, 01983 Großräschchen

Printed in Großräschchen, Germany

Inhaltsverzeichnis

Inhaltsverzeichnis	I
Abbildungsverzeichnis	IV
Tabellenverzeichnis	IX
1. Einleitung	1
1.1 Bisherige Kenntnisse und Untersuchungen zu Wechselwirkungen zwischen Bodenarthropoden und Bodenpilzen und deren Bedeutung für das Ökosystemkompartiment Boden	1
1.2 Fragestellungen und Hypothesen	8
1.3 Was sind Mykorrhizapilze?	9
1.4 <i>Folsomia candida</i> als Standardorganismus und Vertreter der Collembolen	10
2. Material und Methoden	12
2.1 Kultivierung der Collembolenart <i>Folsomia candida</i>	12
2.2 Verwendete Pilzstämme	12
2.2.1 Isolation und Kultivierung der Pilze	12
2.2.2 Eigenschaften und Eingruppierung der verwendeten Pilzarten	13
2.2.3 Mikroskopische Untersuchung der Pilzarten	16
2.2.4 Nachweis von Sekundärmetaboliten	16
2.2.5 Molekularbiologische Identifizierung von Pilzisolaten	18
2.3 Fraßexperimente im Labor	20
2.3.1 Versuchsaufbau	20
2.3.2 Vorversuche zur Vermeidung von Kontaminationen	22
2.3.3 Untersuchte Parameter	23
2.4 Topfexperimente im Gewächshaus	24
2.4.1 Versuchsaufbau	24
2.4.2 Untersuchte Parameter	25
2.5 Statistische Auswertung	26
3. Ergebnisse	28
3.1 Gehalt an Sekundärmetaboliten	28
3.2 Fraßpräferenz	29
3.2.1 Einfacher Auswahlversuch	29
3.2.2 Dreifacher Auswahlversuch	31
3.2.3 Mehrfacher Auswahlversuch	32
3.3 Zeitliche Dynamik der Aufenthalte	34
3.4 Präferenz der Eiablage	37
3.4.1 Einfache Auswahlversuche	37

3.4.2	Eiablage in den dreifachen Auswahlversuchen	41
3.4.3	Eiablage in den mehrfachen Auswahlversuchen	42
3.4.4	Zusammenhänge zwischen Fraßpräferenz, Eiablage und Elementgehalt	44
3.5	Pilzwachstum und der Einfluss der Collembolen	46
3.5.1	Myzelwachstum auf dem Agar	46
3.5.2	Einfluss der Collembolen auf das Myzelwachstum in Einzelversuchen	48
3.5.3	Weitere Zusammenhänge zwischen Eigenschaften der Pilze und deren Reaktion auf Fraßdruck	49
3.5.4	Wechselwirkungen zwischen den Pilzen	51
3.5.5	Kombination von Konkurrenz und Fraßdruck	53
3.6	Ergebnisse des Gewächshausexperiments	56
3.6.1	Aufgetretene Probleme	56
3.6.2	Beschreibung des Pflanzenwachstums	56
3.6.3	Auftreten von Bodenfauna	57
3.6.4	Mykorrhizierung	58
3.6.5	Gehalt an organischem Kohlenstoff	60
3.6.6	Einfluss der Mykorrhizierung auf andere Parameter	61
3.6.7	Einfluss der Bodenfauna auf andere Parameter	62
3.6.8	Beeinflussung des Streuabbaus durch andere Parameter	63
4.	Diskussion	65
4.1	Vor- und Nachteile der verwendeten Methoden	65
4.2	Einfluss verschiedener Pilzeigenschaften auf das Fraßverhalten von <i>F. candida</i>	66
4.2.1	Einfluss von Kristallen und Auflagerungen auf das Fraßverhalten von <i>F. Candida</i>	67
4.2.2	Der Einfluss von Sekundärmetaboliten	68
4.2.3	Präferenz für dunkel pigmentierte Pilzarten	71
4.2.4	Pilze ohne besondere Eigenschaften	72
4.2.5	Einfluss der Myzelstruktur und weiterer Parameter auf das Fraßverhalten	73
4.2.6	Unterscheidung zwischen Mykorrhizapilzen und Nicht-Mykorrhizapilzen	74
4.2.7	Einfluss des Elementgehalts der Pilzmyzele auf das Fraßverhalten	75
4.3	Zusammenhänge zwischen Eigenschaften der Pilze und dem Eiablageverhalten der Collembolen	76
4.3.1	Einfluss von Kristallen, Sekundärmetaboliten Pigmenten und der Myzelstruktur auf die Gelegepräferenz	76
4.3.2	Zusammenhänge zwischen Fraßpräferenz, Eiablage und Nahrungsqualität	78
4.3.3	Einfluss einer Mischdiät auf die Fitness der Collembolen	81
4.3.4	Übertragung der Ergebnisse auf natürliche Systeme	82
4.3.5	Einflüsse der Pilzeigenschaften auf das Verhalten der Collembolen: Zusammenfassung	83
4.4	Einfluss der Collembolen auf das Pilzwachstum	85
4.4.1	Wachstum ohne Collembolen	86
4.4.2	Wachstum der Pilze unter dem Einfluss von Collembolen	87
4.4.3	Einfluss des Fraßortes auf Myzelwachstum und Mykorrhiza	89

4.4.4	Wachstum der Pilze unter interspezifischer Konkurrenz	90
4.4.5	Kombinierte Wirkung von Konkurrenz und Fraßdruck auf das Myzelwachstum	91
4.4.6	Zusammenfassung der Einflüsse der Collembolen auf das Pilzwachstum unter Laborbedingungen	92
4.5	Wechselwirkungen zwischen Bodenfauna, Bodenpilzen und weiteren Parametern im Gewächshausexperiment	94
4.5.1	Einfluss der Bodenfauna auf die Pilzpopulation	94
4.5.2	Zusammenhang zwischen Mykorrhizierung und Pflanzenwachstum	97
4.5.3	Einfluss der Bodenfauna auf das Pflanzenwachstum und andere Parameter	99
4.5.4	Einfluss der Pilzpopulation auf die Bodenfauna	101
5.	Zusammenfassung	104
6.	Summary	107
7.	Literaturverzeichnis	109
8.	Danksagung	124
9.	Anhang	125

Abbildungsverzeichnis

- Abb. 1. a-c: Mykorrhiza von *Cenococcum geophilum* an *Quercus* spec. (a, b), Myzel von *Drechslera* spec. als Beispiel für dunkel pigmentierte Pilzarten (c) 6
- Abb. 2. a-f: Lichtmikroskopische Aufnahmen von Hyphenauflagerungen: *Suillus* spec. (a,b) *Piloderma croceum* (c,d) Hyphenmantel einer nicht identifizierten Mykorrhiza mit kristallinen Auflagerungen (e), Hyphenauflagerungen einer nicht identifizierten Pilzart (f) 6
- Abb. 3. a-c: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von zwei nicht identifizierten Pilzarten (a,b, Hohensee 2003) und *Piloderma croceum* (c) 6
- Abb. 4. a-c: Collembolen auf Myzel von *Cenococcum geophilum* (a), Collembolen mit Eigelegen auf *Suillus* spec. (b), fressende Collembolen mit sichtbaren Fraßspuren (c) 7
- Abb. 5. a, b: Anzucht von Roteichenjungpflanzen auf Quarzsand (a), Kultivierung der verschiedenen Versuchsansätze in Rosentöpfen, 15 Eichenpflanzen je Schale (b) 7
- Abb. 6. Strukturformel von Naematolin und Fasciculol E 17
- Abb. 7. Strukturformel von Muscarin (links) und Amanitin (rechts) 17
- Abb. 8. Einfacher (ein Myzel je Schale), dreifacher (drei Myzele je Schale) und mehrfacher (mehrere Myzelblöcke je Schale) Laborversuch zur Nahrungspräferenz 20
- Abb. 9. Anzahl von Individuen der Collembolenart *F. candida* auf verschiedenen Myzelen in % relativ zur Gesamtzahl im einfachen Auswahlversuch, Pilze gruppiert: Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (grau), Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), keine besonderen Merkmale (weiß), Boxen enthalten den Interquartilbereich 30
- Abb. 10. Abundanz von *Folsomia candida* im einfachen Auswahlversuch in % relativ zur Gesamtzahl auf verschiedenen Myzelen, links: Pilzstämme zusammengefasst nach morphologisch-physiologischen Eigenschaften, rechts: Pilzstämme zusammengefasst nach Ökofunktionalität, alle Stämme einbezogen (grau), Stämme mit Kristallen und Giften ausgeschlossen (weiß) 30
- Abb. 11. Anzahl von Individuen der Collembolenart *F. candida* im einfachen Auswahlversuch in % relativ zur Gesamtzahl auf verschiedenen Myzelen, die nach der Myzelanatomie zusammengefasst sind 31
- Abb. 12. Anzahl von Individuen der Collembolenart *F. candida* auf verschiedenen Myzelen im dreifachen Auswahlversuch in % relativ zur Gesamtzahl auf den Platten. Myzele

- sind nach morphologisch-physiologischen Eigenschaften unterteilt: grau: giftig, schraffiert: Kristalle, weiß: ohne besondere Merkmale 32
- Abb. 13. Experiment 1 (links) und 2 (rechts) des mehrfachen Auswahlversuches. Anzahl der Collembolen auf den einzelnen Pilzmyzelen in % : dunkel: pigmentierte Myzele, grau: giftig, schraffiert: Kristalle, weiß: ohne besondere Merkmale 33
- Abb. 14. Abundanz von *Folsomia candida* im mehrfachen Auswahlversuch in % relativ zur Gesamtzahl auf verschiedenen Myzelen, die nach der Myzelmorphologie zusammengefasst sind 34
- Abb. 15. Korrelation zwischen der Anzahl von Collembolen auf den Agarblöcken der einzelnen Pilzstämme und den sichtbaren Fraßspuren 34
- Abb. 16. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen im einfachen Auswahlversuch zu unterschiedlichen Tageszeiten und während einer halbtägigen Beobachtung (Tag 6) 35
- Abb. 17. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen im dreifachen Auswahlversuch zu unterschiedlichen Tageszeiten und während einer halbtägigen Beobachtung (Tag 6) 35
- Abb. 18. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen in einfachen (links) und zeitgleichen dreifachen (rechts) Auswahlversuchen 35
- Abb. 19. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen in einfachen (links) und zeitgleichen dreifachen (rechts) Auswahlversuchen 36
- Abb. 20. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen in einfachen (links) und zeitgleichen dreifachen (rechts) Auswahlversuchen 36
- Abb. 21. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen in einfachen (links) und zeitgleichen dreifachen (rechts) Auswahlversuchen 36
- Abb. 22. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen in dreifachen Auswahlversuchen 37
- Abb. 23. Anzahl von Gelegen auf verschiedenen Myzelen in % relativ zur Gesamtzahl in den Schalen im einfachen Auswahlversuch, Pilze gruppiert: Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (dunkel), Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), keine besonderen Merkmale (weiß) 38
- Abb. 24. Anzahl von Gelegen auf verschiedenen Myzelen in % relativ zur Gesamtzahl in den Schalen im einfachen Auswahlversuch, Pilze in Gruppen zusammengefasst: Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (dunkel), Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), ohne besondere Merkmale (weiß) 38

- Abb. 25. Absolute Anzahl von Gelegen je Platte (Myzel + Agar) im einfachen Auswahlversuch, Pilze gruppiert: Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (dunkel), Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), keine besonderen Merkmale (weiß) 39
- Abb. 26. Absolute Anzahl von Gelegen je Platte (Myzel + Agar) im einfachen Auswahlversuch, Pilze in Gruppen zusammengefasst: Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (dunkel), Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), ohne besondere Merkmale (weiß) 39
- Abb. 27. Korrelation der relativen Gelegeanzahl (links) und der maximalen Gelegeanzahl (rechts) mit der Anzahl der Collembolen auf den Myzelen (Fraßpräferenz) der einzelnen Pilzarten im einfachen Auswahlversuch (siehe Abb. 25) 40
- Abb. 28. Korrelation zwischen maximaler Anzahl von Gelegen je Platte (Myzel + Agar) und Pilzart im einfachen Auswahlversuch (siehe Abb. 25) und der relativen Anzahl der Eigelege auf den jeweiligen Myzelen prozentual zur Gesamtzahl 40
- Abb. 29. Anzahl von Gelegen auf verschiedenen Myzelen in % relativ zur Gesamtzahl in den Schalen im einfachen Auswahlversuch, Pilze nach der Myzelmorphologie in Gruppen zusammengefasst (links), Pilze nach ökofunktionellem Typ in Gruppen zusammengefasst (rechts) 41
- Abb. 30. Anzahl von Eigelegen auf verschiedenen Myzelen in dreifachen Auswahlversuchen in % relativ zur Gesamtzahl auf den Platten. Myzele sind nach morphologisch-physiologischen Eigenschaften unterteilt: dunkel: giftig, schraffiert: Kristalle, weiß: ohne besondere Merkmale 41
- Abb. 31. Anzahl von Gelegen auf den Myzelen im mehrfachen Auswahlversuch, Pilze in Gruppen zusammengefasst: Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), ohne besondere Merkmale (weiß), Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (grau), dunkel pigmentiert (schwarz) 43
- Abb. 32. Korrelation zwischen relativer Anzahl von Gelegen (Gelegepräferenz) und der relativen Anzahl von Collembolen (Fraßpräferenz) je Agarblock 43
- Abb. 33. Anzahl von Gelegen auf verschiedenen Myzelen in % relativ zur Gesamtzahl in den Schalen im einfachen Auswahlversuch, Pilze nach der Myzelmorphologie in Gruppen zusammengefasst (links), Pilze nach ökofunktionellem Typ in Gruppen zusammengefasst (rechts) 44
- Abb. 34. Korrelation der maximalen Gelegeanzahl je Schale und dem Schwefelgehalt der jeweiligen Myzele in % 45

- Abb. 35. Tageszuwachs des Durchmessers der Myzele einzeln auf MMNC ohne den Einfluss von Collembolen, weiß = ohne besondere Merkmale, schraffiert = kristallbildend, grau = giftig 47
- Abb. 36. Tageszunahme des Myzeldurchmessers in mm ohne Zugabe von Collembolen, Pilzarten in morphologisch-physiologische Gruppen zusammengefasst (links): weiß = ohne besondere Merkmale, schraffiert = kristallbildend, grau = giftig, Pilze in ökofunktionelle Gruppen zusammengefasst (rechts) 47
- Abb. 37. Tageszuwächse der Myzeldurchmesser ohne und mit Einfluss der Collembolen (schwarz bzw. grau) 48
- Abb. 38. Zusammenhang zwischen Fraßpräferenz und Einfluss der Collembolen auf das Wachstum von *Hypholoma fasciculare* (links) und *Clitocybe nebularis* (rechts) 49
- Abb. 39. Tageszuwachs des Myzeldurchmessers in mm unter Einfluss von Collembolen, Pilzarten in Gruppen zusammengefasst: weiß = ohne besondere Merkmale, schraffiert = kristallbildend, grau = giftig 50
- Abb. 40. Absolute Differenzen zwischen dem Durchmesserzuwachs/Tag ohne und mit Einfluss von Collembolen 50
- Abb. 41. Tageszunahme des Myzeldurchmessers in mm unter Einfluss von Collembolen, Pilze nach ökofunktionellen Gruppen zusammengefasst 50
- Abb. 42. Absolute Differenzen zwischen dem Durchmesserzuwachs/Tag durch den Einfluss von Collembolen, grau: alle Pilze berücksichtigt, weiß: nur Pilze ohne Kristalle und Gifte berücksichtigt 50
- Abb. 43. Durchmesserzuwachs je Tag im einfachen Auswahlversuch ohne Collembolen (schwarz) und dreifachen Auswahlversuch ohne Collembolen (grau) 51
- Abb. 44. Durchmesserzuwachs je Tag im einfachen Auswahlversuch ohne Collembolen (schwarz) und dreifachen Auswahlversuch ohne Collembolen (grau) gruppiert nach den verschiedenen Ansätzen 52
- Abb. 45. Durchmesserzuwachs je Tag im dreifachen Auswahlversuch ohne Collembolen (grau) und mit Collembolen (schraffiert) gruppiert nach den verschiedenen Ansätzen. Zum Vergleich ist der Durchmesserzuwachs aus den einfachen Auswahlexperimenten ohne Collembolen angeführt (schwarz) 54
- Abb. 46. Gesamtzahl der Bodenfauna in den einzelnen Kombinationen 58

- Abb. 47. a-f: Sternparenchym von *Cenococcum geophilum*. Beispiele für Mykorrhizen im Gewächshausexperiment, darunter *Boletus spec.* (e), Rhizomorphe von *Boletus spec.* (f) 59
- Abb. 48. Gesamtzahl mykorrhizierter Wurzelspitzen (links oben), Prozentualer Anteil an der Gesamtwurzelspitzenzahl (Mykorrhizierungsgrad) (rechts oben) und Anteil dunkel pigmentierter Mykorrhizen an der Gesamtmykorrhizenzahl (links) 60
- Abb. 49. Gehalt an organischem Kohlenstoff in Prozent als Differenz zum Ausgangssubstrat 61
- Abb. 50. Korrelation zwischen absoluter Anzahl von mykorrhizierten Wurzelspitzen (links) bzw. dem Mykorrhizierungsgrad (rechts) und der Gesamttrockenmasse der Pflanzen in der Kombination MySapCol 62
- Abb. 51. Zusammenhang zwischen Gesamtindividuenzahl der Bodenfauna und der Wurzeltrockenmasse innerhalb der Gruppe MyCol 63
- Abb. 52. Zusammenhang zwischen Gehalt an organischem Kohlenstoff und der absoluten Anzahl mykorrhizierter Wurzelspitzen in der Gruppe Original 63
- Abb. 53. UV-Chromatogramme der Pilzextrakte von Stamm *Hypholoma fasciculare* JB 16 (Platte 1) und SR1198 (Platte 2) und Vergleichssubstanzen bei 215 nm-Detektionswellenlänge (analysiert und zusammengestellt vom HKI-Jena) 128
- Abb. 54. Massenspektren für den Nachweis von Naematolin im Pilzextrakt von *Hypholoma fasciculare* JB 16 auf Platte 1 (analysiert und zusammengestellt vom HKI-Jena, März 2006). 129
- Abb. 55. Dünnschichtchromatographie zum Nachweis von Naematolin und Fasciculol bei den Stämmen *Hypholoma fasciculare* JB 16 (Platte 1) und SR1198 (Platte 2), (analysiert und zusammengestellt vom HKI-Jena) 129
- Abb. 56. HPLC (DAD1 D und anschließender UV-Absorbtionsspektroskopie bei 210 nm) zum Nachweis von Muscarin im Stamm *Clitocybe phyllophila* SR1156, (analysiert vom HKI-Jena) 130
- Abb. 57. Wachstumsparameter (Gesamttrockenmasse, Wurzel- und Sprosstrockenmasse in Gramm sowie der Anteil der Wurzeln an der Gesamttrockenmasse in %) für die einzelnen Kombinationen 131

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1. Zusammensetzung des Modified Melin-Norkrans-Nähragar: Angaben in Gramm (g) für 1 Liter, pH 5,5	13
Tabelle 2. Auflistung der verwendeten Pilzstämmen mit zugehörigen relevanten Merkmalen	14
Tabelle 3. Artzusammensetzung der mehrfachen Auswahlversuche.	21
Tabelle 4. Auflistung der verschiedenen Kombinationen von Organismengruppen und Substraten im Mikrokosmenexperiment, My: Mykorrhizapilze, Sap: saprotrophe Pilze, Coll: Collembolen	24
Tabelle 5. Gehalt an Muscarin in zwei Kulturen von <i>Clitocybe phyllophila</i> im Luftmyzel bzw. im Myzel und dazugehörigen Agar	28
Tabelle 6. Fraßpräferenz von <i>F. candida</i> für einzelne Pilzgruppen im mehrfachen Auswahlversuch, Mittelwert der ersten Gruppe ist größer >, kleiner <, oder ohne signifikanten Unterschied – zur zweiten Gruppe	33
Tabelle 7. Anzahl von Gelegen als Indiz für den Nährwert der Pilze in Platten mit nur einem Pilz verglichen mit den jeweiligen Pilzen in Kombination	42
Tabelle 8. Gehalte von Kohlenstoff (C), Stickstoff (N) und Schwefel (S) in ausgesuchten Pilzstämmen, Angaben in % der Trockenmasse	45
Tabelle 9. Eindeutige direkte Interaktionen zwischen verschiedenen Pilzarten. Pilzmyzele wachsen ineinander (I), Myzel überwächst anderes Myzel (Ü), Myzel wird von anderem Myzel überwachsen (ü), Myzel hemmt das Wachstum eines anderen Myzels stark/schwach (H+/-), Myzel wird durch andere Myzel stark/schwach gehemmt (h+/-), Myzele blockieren sich gegenseitig, teilweise mit Hofbildung (B), keine sichtbare Wechselwirkung (0) linke Spalte: agierend, obere Zeile: reagierend, Artnamen: <i>Suillus spec.</i> <i>Hohenbuehelia geogenia</i> , <i>Agaricus xanthoderma</i> , <i>Hebeloma sinapizans</i> , <i>Galerina marginata</i> , <i>Paxillus involutus</i> , <i>Hypholoma fasciculare</i> , <i>Tricholoma triste</i> , <i>Rhodocollybia butyracea</i> , <i>Cenococcum geophilum</i> , <i>Lactarius deliciosus</i> , <i>Boletus erythropus</i> , <i>Clitocybe nebularis</i> , <i>Piloderma croceum</i>	53
Tabelle 10. Korrelationen zwischen Parametern für das Pflanzenwachstum (Korrelationskoeffizient, Signifikanzniveau und Stichprobenumfang)	57
Tabelle 11. Ergebnisse der Bodenanalyse des Substrates für den Gewächshausversuch	125

Tabelle 12. Auflistung der verwendeten Primer	125
Tabelle 13. Zusammensetzung eines 50 µl PCR-Ansatzes	125
Tabelle 14. Thermocycler-Programm für die Amplifizierung	125
Tabelle 15. Sequenzierreaktionsansatz für 10 µl	126
Tabelle 16. Thermocycler-Programm für die Sequenzierreaktion	126
Tabelle 17. Ergebnisse der taxonomischen Bestimmung durch genetische Analysen	126
Tabelle 18. Unterschiede in der Fraßpräferenz (Anzahl der Collembolen in %) der Gelegepräferenz (Anzahl der Gelege auf dem Myzel in %) und der absoluten Gelegeanzahl zwischen den einzelnen Pilzgruppen, Mittelwert der ersten Gruppe ist größer >, kleiner <, oder ohne signifikanten Unterschied – zur zweiten Gruppe	127
Tabelle 19. Korrelationen zwischen verschiedenen untersuchten Parametern	127
Tabelle 20. Korrelationen zwischen einzelnen untersuchten Parametern im Gewächshausexperiment, TM:Trockenmasse, Wurzel %: prozentualer Anteil der Wurzeltrockenmasse an der Gesamttrockenmasse, Myco Total: Absolute Anzahl mykorrhizierter Wurzelspitzen, Myco %: Mykorrhizierungsgrad, Mycodunkel %: prozentualer Anteil der dunklen Mykorrhizen an der absoluten Mykorrhizazahl, organischer C %: prozentualer Gehalt an organischem Kohlenstoff im Substrat, Wertepaare ohne Aussagekraft (Betrag des Koefizienten < 0,4 bzw. p > 0,2) sind nicht angegeben	131

1. Einleitung

1.1 Bisherige Kenntnisse und Untersuchungen zu Wechselwirkungen zwischen Bodenarthropoden und Bodenpilzen und deren Bedeutung für das Ökosystemkompartiment Boden

Der Boden, die oberste belebte Schicht der Erdkruste (Koehler et al. 1999), bildet als Schnittstelle zwischen Lithosphäre, Hydrosphäre, Atmosphäre und Biosphäre ein besonders komplexes Ökosystemkompartiment. Hier interagieren auf engstem Raum physikalische, chemische und biologische Faktoren in einer kaum zu überschauenden Vielfalt miteinander. Pflanzen als Primärproduzenten führen dem Boden durch deren Streu und Wurzelbiomasse und durch die direkte Abgabe von Kohlehydraten durch die Wurzeln (Wurzelexudate) organische Substanz und somit Energie zu (Bonkowski et al. 2000; Graystone et al. 1997). Die Bodenfauna zerkleinert die organische Substanz mechanisch oder ernährt sich von Mikroorganismen und Pilzhypen (Filser, 2002), die ihrerseits komplexe Moleküle chemisch bzw. enzymatisch abbauen, umwandeln und mineralisieren und so für Pflanzen wieder verfügbar machen. Insgesamt bildet der Boden neben seiner Funktion als Wurzelraum und Elementspeicher den Lebensraum für zahlreiche Organismen (Killham, 1994; Lavelle und Spain, 2001). Durch die große Vielfalt an Kleinstlebensräumen hat sich eine hochdiverse Organismengemeinschaft herausgebildet, was Anderson (1975) und Maraun et al. (2003) als „enigma of soil animal diversity“ bezeichnen.

Die Interaktionen zwischen Organismen in einem engen Beziehungsgeflecht führen zur Ausbildung komplexer Nahrungsnetze, für die die Wechselwirkung zwischen Bodenarthropoden und Bodenpilzen von großer Bedeutung ist. Beide Gruppen sind wesentlicher Bestandteil der Biozönose des Bodens und stellen bedeutende trophische und funktionelle Gruppen dar, die die Vorgänge im Boden stark beeinflussen können. Die Untersuchung von Teilaspekten dieser Wechselwirkung ist Hauptgegenstand dieser Arbeit.

Das teilweise sehr umfangreiche Myzel von Bodenpilzen stellt neben anderen saprotrophen Mikroorganismen einen entscheidenden Teil der Biomasse (Dunger, 1983; Wallander et al. 2001) und einen wichtigen Ausgangspunkt für Nahrungsnetze im Boden dar (Bardgett, 2005; Bücking und Heyser, 1997; Setälä, 2005; Wardle, 2002). Pilzmyzele werden von vielen Bodenorganismen wie Nematoden und Arthropoden gefressen (Dash und Cragg, 1972; Filser, 2002; Krivtsov et al. 2003; Maraun et al. 2003; Schneider et al. 2005; Setälä, 2005). Nach McGonigle (1995) ernähren sich zwischen 21% und 76% der Bodenfauna mykotroph. Durch den Erhalt von Photoassimilaten vom Pflanzenpartner sind vor allem Ektomykorrhizapilze insbesondere in den nährstoff- und humusarmen Rohböden von Bergbaufolgelandschaften als Nahrungsquelle von Bedeutung.

Aus zahlreichen früheren Studien ist bekannt, dass auch Collembolen in einem hohen Maß Pilzmyzele als Nahrungsquelle nutzen (Dash und Cragg, 1972; Filser, 2002; Krivtsov et al. 2003; Maraun et al. 2003; Schneider et al. 2005; Setälä, 2005). Dabei unterscheiden die Collembolen zwischen verschiedenen Pilzarten, wobei die Gründe dafür nur in Ansätzen

bekannt sind. Durch den Fraß beeinflussen sie das Wachstum der Myzele, wobei die Auswirkungen auf Mykorrhizapilze und deren ökologische Funktion kaum erforscht sind. Da Ektomykorrhizapilze durch die enge Assoziation mit Gehölzen deren Wachstum beeinflussen, könnte sich die Fraßaktivität der Collembolen indirekt auf das Pflanzenwachstum auswirken. Zu diesem Sachverhalt sind bisher nur wenige Kenntnisse vorhanden.

Vor diesem Hintergrund wurde in dieser Arbeit die Wechselwirkung zwischen *Folsomia candida* (Willem) (Isotomidae, Abb. 4) als Vertreter der fungivoren Bodenmesofauna und Bodenpilzen (Mykorrhiza- und Nicht-Mykorrhizapilze) untersucht. Im Fokus von Laborexperimenten stehen dabei einerseits die Untersuchung des Einflusses bestimmter Pilzeigenschaften, besonders der Ausbildung kristalliner Hyphenauflagerungen (Abb. 2 und Abb. 3) und der Gehalt bestimmter Sekundärmetabolite, auf das Verhalten von Collembolen, besonders deren Fraßpräferenz und Eiablageverhalten. Andererseits wurden die Auswirkungen des Fraßverhaltens der Collembolen auf das Pilzwachstum beobachtet. Aufbauend auf den Laborversuchen wurde ein Gewächshausexperiment durchgeführt, in dem speziell die Wechselwirkungen zwischen Collembolen, Mykorrhizapilzen und dem Pflanzenwachstum untersucht wurde.

In früheren komplexen Versuchsansätzen wurde bereits versucht, die vielfältigen Wechselwirkungen zwischen einzelnen biotischen Komponenten des Bodens zu verstehen (de Ruiter et al. 1998; Ek et al. 1994; Laakso et al. 2000; Setälä und Huhta, 1990; Setälä et al. 1990, 1999; Warnock et al. 1982). Dabei kam es je nach Versuchsbedingungen zu unterschiedlichen Aussagen: (i) die Bodenfauna kann die Pilzflora sowohl fördern als auch hemmen, (ii) die Mykorrhizapilze haben sowohl positive als auch negative Auswirkungen auf das Pflanzenwachstum, und (iii) Mykorrhizapilze fördern oder hemmen die Aktivität der Bodenfauna.

Dass Collembolen durch ihren Fraß an Myzelen Einfluss auf die Pilzgemeinschaft und andere Bodenparameter ausüben, wurde bereits häufig beobachtet. Viele Untersuchungen haben sich auf die Wechselwirkungen zwischen Collembolen und Endomykorrhizapilzen konzentriert (z.B. Bakonyi et al. 2002; Harris and Boerner, 1990; Klironomos and Kendrick, 1996; Klironomos und Moutoglou, 1999; Klironomos et al. 1995; McGonigle und Fitter, 1988; Tiunov und Scheu, 2005, Warnock et al. 1982). Anfangs wurde vermutet, dass Collembolen negative Effekte auf die Endomykorrhizapilze ausüben (McGonigle and Fitter, 1988; Warnock et al. 1982). Allerdings wurden diese Versuche ohne saprotrophe Pilze als alternative Nahrungsquelle durchgeführt. Erst in Kombination beider Pilzgruppen wurde festgestellt, dass Collembolen die Nicht-Mykorrhizapilze als Nahrung bevorzugen (z.B. Klironomos und Kendrick, 1996) und dadurch einen neutralen bis positiven Einfluss auf die Endomykorrhizapilze ausüben (Gange, 2000; Klironomos et al. 1999; Krivtsov et al. 2003; Lussenhop, 1996; Tiunov und Scheu, 2005).

Ebenfalls zahlreiche Untersuchungen gibt es zur Wechselwirkung zwischen Collembolen und reinen saprotrophen Pilzgemeinschaften, die sowohl im Labor (Hiol et al. 1994; Leonard, 1984; Moore et al. 1987; Sadaka-Laulan et al. 1998; Visser und Whittaker, 1977) als auch in

Topf- und Freilandexperimenten (Newell, 1984 a,b; Parkinson et al. 1979) durchgeführt wurden. Dabei wurde beobachtet, dass Collembolen Einfluss auf die Sukzession, die Artenzusammensetzung und die Aktivität der Pilze haben.

Im Vergleich dazu gibt es wenige Untersuchungen zur Interaktion mit Ektomykorrhizapilzen (Hiol Hiol et al. 1994; Setälä, 2000; Setälä et al. 1997, 1999), obwohl diese in Waldökosystemen sehr abundant sind und durch den Erhalt von Photoassimilaten durch den Pflanzenpartner eine sehr attraktive Nahrungsquelle bilden können. Auch hier konnten Einflüsse der Collembolen auf das Pilzwachstum, die Artenzusammensetzung und auf die Aktivität und Funktionalität der Mykorrhizapilze beobachtet werden, wobei teilweise der Einfluss saprotropher Pilzarten nicht berücksichtigt wurde. In diesem Zusammenhang sollten die in der vorliegenden Arbeit vorgenommenen Topfexperimente mit zunehmender Komplexität und der Kombination von Ektomykorrhizapilzen und Nicht-Mykorrhizapilzen zu neuen Erkenntnissen führen.

Neben den direkten Einflüssen der Collembolen auf das Wachstum von Pilzen und anderen Mikroorganismen und somit die Entwicklung der pilzlichen und mikrobiellen Artengemeinschaft (Cadisch und Giller, 1997; Krivtsov et al. 2003; Newell, 1984a,b; Parkinson et al. 1979; Schneider et al. 2005) wird zunehmend deutlich, dass die Fraßaktivität der Bodenfauna, insbesondere der Collembolen, zahlreiche Parameter im Boden beeinflusst. Die indirekten katalytischen Effekte sind hierbei sogar von größerer Bedeutung als die direkten Einflüsse (Hanlon und Anderson, 1979; Ineson et al. 1982; Petersen, 2002). So können Collembolen die Aktivität der Bodenmikroorganismen stimulieren und heben inaktive Zustände von Bakterien und Pilzen auf. Dadurch verändern sie Zersetzungsraten, Nährstoffumsatz und Energiefluss. Durch den Fraß mobilisieren sie Nährstoffe, die in Bodenmikroorganismen bzw. Pilzmyzelen festgesetzt sind (Petersen, 2002). Pflanzen konkurrieren mit saprotrophen Bodenorganismen um Nährstoffe und sind meist unterlegen (Kaye und Hart 1997). Mykorrhizapilze verbessern die Nährstoffversorgung der Pflanzen (Finlay et al. 1989, 1992; Perez-Moreno und Read, 2000; Tiunov und Scheu, 2005) und fördern im Allgemeinen deren Wachstum. Allerdings dokumentieren mehrere Studien einen neutralen bis negativen Einfluss der Pilze auf das Pflanzenwachstum (Colpaert et al. 1992; Nylund und Wallander, 1989; Tiunov und Scheu, 2005; Wallander et al. 1997b). Letztendlich können Collembolen direkt oder indirekt z.B. durch die Veränderung der Funktionalität der Mykorrhizasymbiose das Pflanzenwachstum beeinflussen (Bonkowski et al. 2000; Ek et al. 1994; Finley, 1985; Harris und Boerner, 1990; Schneider et al. 2005; Setälä, 1995; Setälä und Huhta 1990, 1991; Warnock et al. 1982). Dabei wurde beobachtet, dass die Abundanz der Bodenfauna und somit die Intensität des Fraßes nicht-lineare Auswirkungen auf die Mykorrhiza haben, die oftmals einer Optimumkurve folgen (Ek et al. 1994; Harris und Boerner, 1990; Krivtsov et al. 2003; Setälä, 1995). Durch die Untersuchung des Pflanzenwachstums und der Streuzersetzung unter zunehmend komplexen Bedingungen sollten diese Sachverhalte in den Topfexperimenten der vorliegenden Arbeit näher beleuchtet werden.

Demgegenüber haben Pilze ihrerseits Einfluss auf die Collembolen und deren Fraßverhalten. Dies wurde in Labor- und Topfexperimenten oft beobachtet, die Kenntnisse über die dafür ursächlichen Eigenschaften der Pilze sind jedoch unzureichend. In verschiedenen Untersuchungen wurde festgestellt, dass Collembolen deutlich zwischen einzelnen Pilzarten als Nahrungsquelle unterscheiden und starke Präferenzen entwickeln. Es wird vermutet, dass bestimmte Eigenschaften der Pilze dafür verantwortlich sind.

In der vorliegenden Arbeit wurde der Einfluss von zahlreichen pilzlichen Eigenschaften auf die Collembolen untersucht. Dazu gehören der Gehalt an potentiell giftigen oder anderen Sekundärmetaboliten, dunklen Pigmente, die Ausbildung von kristallinen Hyphenauflagerungen, der Gehalt an den Elementen Kohlenstoff, Stickstoff und Schwefel bzw. der Nährwert der Pilze sowie die Zugehörigkeit zu der Gruppe der Ektomykorrhizapilze bzw. saprotrophen Pilze. In vielen vorherigen Studien war das untersuchte Artenspektrum meist zu gering für allgemeine Aussagen und bestand oft nur aus saprotrophen Pilzarten. In der dargelegten Arbeit wurden insgesamt 32 Pilzarten untersucht, wobei Ektomykorrhizapilze und Saprophyten etwa gleich verteilt sind.

Die Präferenz für Nicht-Mykorrhizapilze gegenüber Endomykorrhizapilzen gilt als erwiesen (Gange, 2000; Krivtsov et al. 2003). Ursachen dafür konnten jedoch bisher nicht gefunden werden. Ob Collembolen generell Saprophyten oder Ektomykorrhizapilze bevorzugen, konnte bisher nicht beantwortet werden, da es nur wenige Versuche mit beiden Artengruppen gibt und das untersuchte Artenspektrum oft zu gering war (Hiol Hiol et al. 1994; Schultz, 1991; Shaw, 1985, 1988; Shaw et al. 1995). Um diese Frage zu beantworten und mögliche Folgen für andere Parameter wie das Pflanzenwachstum abschätzen zu können, wurde in der vorliegenden Arbeit eine breite Auswahl von Ektomykorrhizapilzen und Nicht-Mykorrhizapilzen untersucht und beide Gruppen in Labor- und Topfexperimenten kombiniert.

Des Weiteren wurde in früheren Untersuchungen beobachtet, dass Collembolen wie auch andere Bodentiere (z.B. Acari) dunkel pigmentierte Pilze (Abb. 1) als Nahrungsquelle bevorzugen (Bardgett et al. 1993b; Dash und Cragg, 1972; Klironomos und Kendrick, 1995; Klironomos et al. 1992, 1999; Maraun et al. 1998; 2003; Parkinson et al. 1979; Schneider et al. 2005; Visser und Whittaker, 1977). In den bislang durchgeführten Experimenten ist das Artenspektrum oft zu gering, um eine gesicherte Aussage treffen zu können. In der vorliegenden Arbeit werden die Ergebnisse früherer Experimente zusammengetragen und gemeinsam mit eigenen Untersuchungen, in denen mehrere dunkle Arten einem breiten Spektrum anderer Pilze gegenübergestellt wurden, diskutiert.

Auch der Nährstoffgehalt der Pilzmyzele kann Einfluss auf das Fraßverhalten haben, was in einigen Versuchen mit steigendem Nährstoffgehalt des Nährsubstrats untersucht wurde (Booth und Anderson, 1979; Leonard, 1984). Als Parameter für den Nährstoffgehalt bzw. für den Nährwert der einzelnen Myzele wurde der Gehalt an Kohlenstoff, Stickstoff und Schwefel bestimmt. Außerdem wurde die Anzahl der Eigelege der Collembolen auf den einzelnen Pilzen ermittelt, was auf den Nährwert der einzelnen Myzele schließen lässt. Diese Ergebnisse wurden mit der Nahrungspräferenz in Beziehung gebracht.

Dem gegenüber gibt es offensichtlich Eigenschaften von Pilzen, die sich fraßhemmend auf Collembolen auswirken bzw. als Fraßschutz wirken könnten. Von vielen Pilzarten ist bekannt, dass sie für den Menschen und einige getestete Insekten giftige oder anderweitig potentiell abschreckende Stoffe (bitter oder scharf schmeckende Substanzen) bilden (Besl et al. 1987, Roth et al. 1990). Klironomos et al. (1992) und Klironomos und Kendrick (1996) vermuteten eine Ausbildung von Strategien, um sich vor dem Fraß durch Collembolen zu schützen. Dabei verweisen sie auf die Ausbildung von chemischen und mechanischen Abwehrmechanismen bei der Co-Evolution von Pflanzen und deren Fressfeinden (Gilbert, 1971; Rhoades, 1979). Umfangreiche Untersuchungen der Wirkung solcher Stoffe wurden bisher nur für Insekten aus der Gruppe der Coleopteren vorgenommen (z.B. Besl et al. 1987; Mier et al. 1996; Henneberg, 2003). Tatsächlich wurden in vielen Versuchen potentiell giftige Pilze oder Arten mit anderen Sekundärmetaboliten von Collembolen weniger gefressen als Pilze ohne solche Stoffe, was die hemmende Wirkung bestimmter Stoffe vermuten lässt. Die Ergebnisse konnten aufgrund geringer Artenspektren oft nicht verallgemeinert werden oder wurden meist nur am Rande und nicht als wesentliche Fragestellung diskutiert (Agerer, 2006; Hiol Hiol et al. 1994; Kaneda und Kaneko, 2004; Sadaka-Laulan et al. 1998; Scheu und Simmerling, 2004; Schneider et al. 2005; Shaw, 1988). In dieser Arbeit wurde dieser Aspekt durch die gezielte Verwendung von Pilzen mit potentiellen Fraßhemmstoffen und durch ein breites Artenspektrum näher untersucht. Außerdem wurde der Giftgehalt einzelner Pilzmyzele untersucht und diese konkreten Ergebnisse erstmals mit dem Fraßverhalten der Collembolen korreliert.

Eine weitere Eigenschaft, die bisher kaum auf ihre ökofunktionelle Bedeutung untersucht worden ist, sind kristalline oder andersartige Auflagerungen auf der Hyphenoberfläche (Abb. 2 und Abb. 3). Von verschiedenen Pilzarten ist bekannt, dass sie kristalline oder ölige tropfenförmige Hyphenauflagerungen bilden (Brand, 1991; Graustein et al. 1977; Gruber, 2002; Müller und Agerer, 1996; Raidl und Scattolin 2006; Raidl und Agerer, 1998; Treu, 1990) (Abb. 2 und Abb. 3). Auch in einigen Bestimmungsbüchern gibt es Hinweise auf kristalline Strukturen in Form von Abbildungen oder als Beschreibung (z.B. Pilze der Schweiz, Breitenbach und Kränzlin, 1978-2005). Die Mehrzahl dieser Kristalle besteht aus unterschiedlichen Formen von Kalziumoxalat. Für *Piloderma croceum* wurden zwei verschiedene Arten von Kristallen beschrieben (Brand, 1991; Gruber, 2002), eine davon aus Corticrocin, einem Polyketidfarbstoff mit nicht-carotinoider Struktur. Bei *Suillus*-Arten und *Rhizopogon roseolus* wurden neben Kristallen auch braune ölige und teilweise tröpfchenförmige Auflagerungen unbekannter Zusammensetzung beschrieben (Raidl und Agerer, 1998; Treu, 1990), die auch in der vorliegenden Studie beobachtet werden konnten (Abb. 2a,b). Einige Arten von *Hysterangium* produzieren große Mengen von Kalziumoxalat-Kristallen (Graustein et al. 1977; Müller und Agerer, 1996; Raidl und Agerer, 1998), ebenso Arten der Gattung *Ramaria* (Raidl und Scattolin, 2006). Eine Wirkung der Oxalsäure wird in der Absenkung des pH-Wertes und der dadurch beschleunigten Verwitterung des Bodens vermutet, um Nährelemente besser aufnehmen zu können (Cromack et al. 1979, van Breemen, 2000). Abgesehen davon ist eine Funktion dieser Strukturen unbekannt.

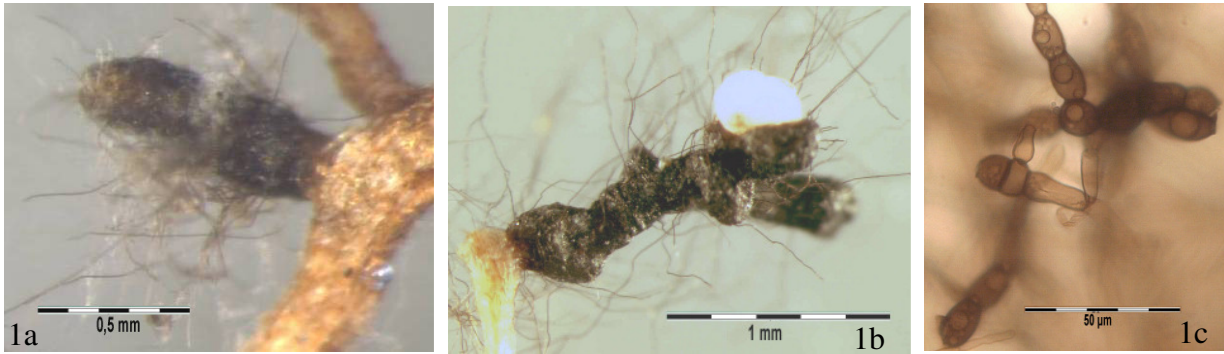


Abb. 1. a-c: Mykorrhiza von *Cenococcum geophilum* an *Quercus* spec. (a, b), Myzel von *Drechslera* spec. als Beispiel für dunkel pigmentierte Pilzarten (c)

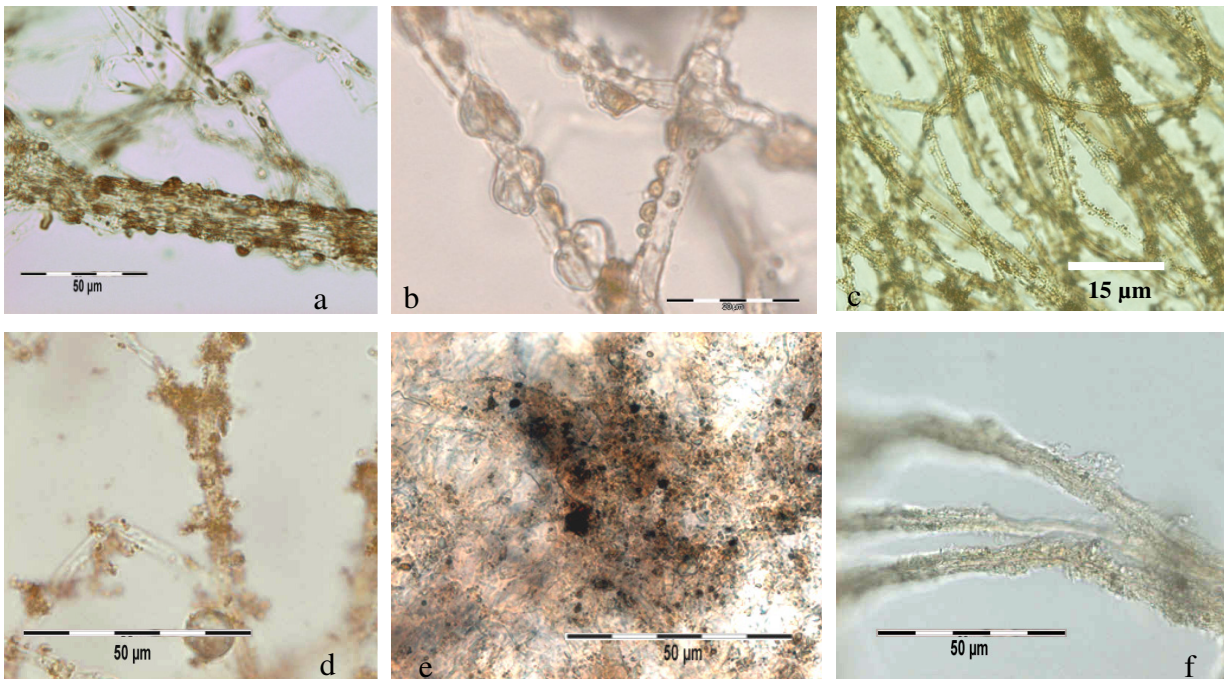


Abb. 2. a-f: Lichtmikroskopische Aufnahmen von Hyphenauflagerungen: *Suillus* spec. (a,b) *Piloderma croceum* (c,d) Hyphenmantel einer nicht identifizierten Mykorrhiza mit kristallinen Auflagerungen (e), Hyphenauflagerungen einer nicht identifizierten Pilzart (f)

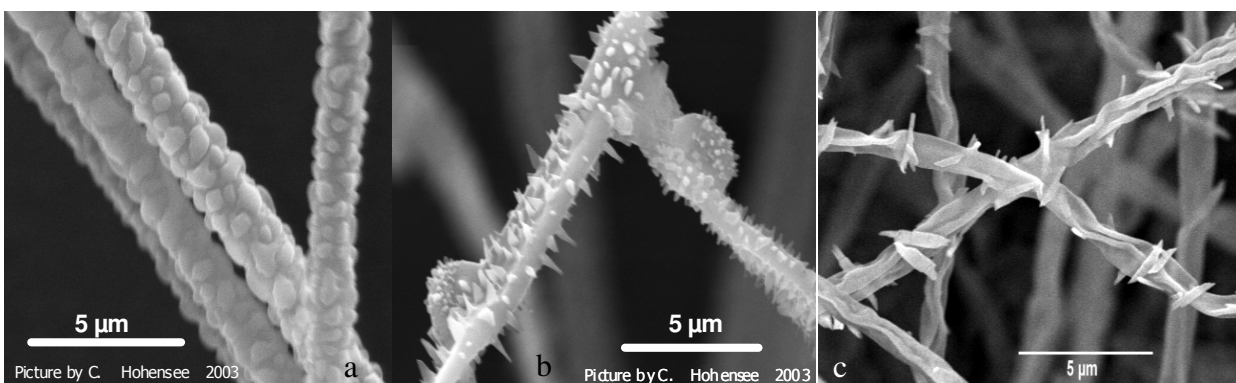


Abb. 3. a-c: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von zwei nicht identifizierten Pilzarten (a,b, Hohensee 2003) und *Piloderma croceum* (c)

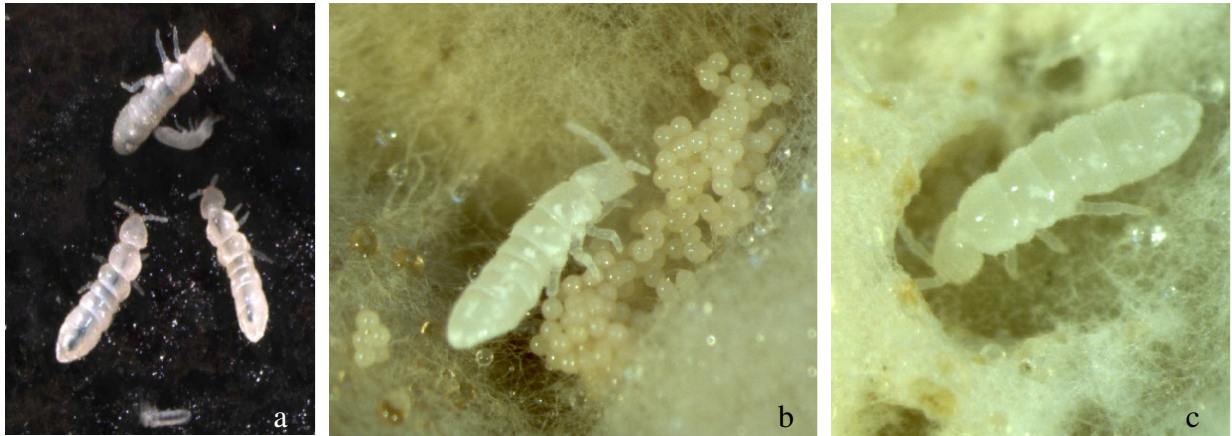


Abb. 4. a-c: Collembolen auf Myzel von *Cenococcum geophilum* (a), Collembolen mit Eigelegen auf *Suillus* spec. (b), fressende Collembolen mit sichtbaren Fraßspuren (c)



Abb. 5. a, b: Anzucht von Roteichenjungpflanzen auf Quarzsand (a), Kultivierung der verschiedenen Versuchsansätze in Rosentöpfen, 15 Eichenpflanzen je Schale (b)

Die Untersuchung von Eigenschaften, die das Fressverhalten von Collembolen beeinflussen können und die Auswirkungen des Fraßes auf das Myzelwachstum haben, ist somit Hauptgegenstand dieser Arbeit. Diese Arbeit soll klären, ob Hyphenauflagerungen und pilzliche Sekundärmetabolite der Fraßvermeidung durch Collembolen dienen. Gerade *Suillus*-Arten wurden vielfach in Experimenten zum Fraßverhalten und in Versuchen zur Klärung ökologischer Zusammenhänge verwendet (Hiol Hiol et al. 1994; Schultz 1991; Setälä, 2000; Setälä et al. 1997, 1999; Shaw 1988). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit könnten früher gemachte Beobachtungen zum Fraßverhalten von Collembolen erklären. Des Weiteren sollte in Labor- und darauf aufbauenden Gewächshausexperimenten der Einfluss der Collembolen auf das Pilzwachstum und andere Parameter untersucht werden. Ziel war es, kontrollierte Miniökosysteme mit zunehmender Komplexität (Zugabe von Collembolen, saprotrophen und Ektomykorrhizapilzen zu sterilem Substrat in unterschiedlichen Kombinationen inklusive Eichenjungpflanzen als Primärproduzenten) zu etablieren. Dadurch sollten die wechselseitigen Einflüsse der einzelnen funktionellen Gruppen (Gilden) auf verschiedene Parameter wie Mykorrhizierung, Pflanzenwachstum, Streuabbau und Collembolenpopulation untersucht werden. Die Erkenntnisse können hilfreich für die Interpretation von Beobachtungen früherer Experimente zur Ökosystemforschung wie die von Ek et al. (1994),

Setälä et al. (1999) und Setälä (2000) und für die Diskussion der aus der Wechselwirkung zwischen Collembolen und Bodenpilzen resultierenden ökologischen Konsequenzen sein.

1.2 Fragestellungen und Hypothesen

Zur Klärung der in Kapitel 1.1 aufgeführten Wissenslücken wurden in der vorliegenden Arbeit mit Hilfe von Fraßexperimenten im Labormaßstab mit einem breiten Artenspektrum und in einem darauf aufbauenden komplexen Gewächshausexperiment sowie unter Einbeziehung früher gewonnener Erkenntnisse folgende Fragen untersucht:

1. Beeinflussen morphologisch-physiologische Eigenschaften der Pilze (kristalline und andersartige Hyphenauflagerungen, Gifte und andere Sekundärmetabolite sowie der Gehalt an dunklen Pigmenten) und weitere Eigenschaften das Fraßverhalten und die Eiablage der Collembolen? Können spezielle Sekundärmetabolite in den Myzelen nachgewiesen werden und wirken diese, ebenso wie die Hyphenauflagerungen, als Fraßschutz?
2. Werden Ektomykorrhizapilze und Nicht-Mykorrhizapilze signifikant unterschiedlich von den Collembolen als Nahrungsquelle bevorzugt?
3. Gibt es Zusammenhänge zwischen Fraßpräferenz, Eiablagepräferenz, absoluter Anzahl von Gelegen und dem Nährwert der Pilzarten?
4. Haben Collembolen durch ihr Fraßverhalten Einfluss auf das Pilzwachstum? Gibt es Unterschiede zwischen einzelnen Pilzarten oder Gruppen und können Collembolen durch ein selektives Fraßverhalten die Konkurrenzverhältnisse zwischen einzelnen Pilzarten verändern? Erlangen dabei einige Pilze durch die Ausbildung fraßhemmender Merkmale (Hyphenauflagerungen und Fraßhemmstoffe) einen Konkurrenzvorteil?
5. Welche Konsequenzen haben die Wechselwirkungen zwischen Collembolen und Bodenpilzen auf das Bodenökosystem inklusive Abundanz der Bodenmesofauna, Ausbildung von Mykorrhiza, Pflanzenwachstum und Streuabbau?

Zum letzten Punkt werden folgende Hypothesen aufgestellt, die in einem Gewächshausexperiment mit zunehmend komplexerem Versuchsdesign beantwortet werden sollten. Dabei beziehen sich die Vermutungen immer auf den Vergleich zwischen der angegebenen Komplexitätsstufe und den vorhergehenden weniger komplexen Ansätzen (Tabelle 4, Kapitel 2.4.1).

1. Mykorrhizapilze allein haben einen positiven Einfluss auf das Pflanzenwachstum. Der Gehalt an organischem Kohlenstoff in der Probe steigt.
2. Saprophyten allein haben auf Grund der Festlegung von Nährstoffen einen negativen Einfluss auf das Pflanzenwachstum. Der Gehalt an organischem Kohlenstoff in der Probe sinkt durch eine schnellere Zersetzung.

3. Collembolen allein haben durch Nährstofffreisetzung einen positiven Einfluss auf das Pflanzenwachstum. Der Gehalt an organischem Kohlenstoff in der Probe sinkt.
4. Die Kombination von Mykorrhizapilzen und Collembolen führt durch die Fraßaktivität zu verringerter Mykorrhizierung und geringerem Pflanzenwachstum. Der Gehalt an organischem Kohlenstoff in der Probe sinkt. Die Zahl der Collembolen steigt durch das bessere Nahrungsangebot. Der Anteil dunkler Mykorrhizen sinkt aufgrund der vermuteten Nahrungspräferenz der Collembolen für diese Pilzgruppe (siehe Kapitel 1.1).
5. Die Kombination von Saprophyten und Collembolen führt auf Grund von Fraß zu verstärkter Nährstofffreisetzung und besserem Pflanzenwachstum. Der Gehalt an organischem Kohlenstoff in der Probe sinkt. Die Zahl der Collembolen steigt.
6. Die Kombination von Mykorrhizapilzen und Saprophyten führt auf Grund von Konkurrenz zu verringerter Mykorrhizierung und zu verringertem Pflanzenwachstum. Der Gehalt an organischem Kohlenstoff in der Probe steigt je nach Mykorrhizierungsgrad.
7. Die Kombination von Mykorrhizapilzen, Saprophyten und Collembolen führt durch verstärkte Nährstofffreisetzung und je nach Mykorrhizierungsgrad zu verstärktem Pflanzenwachstum. Die Collembolenzahl steigt und mit steigender Zahl sinkt der Gehalt an organischem Kohlenstoff. Der Anteil dunkler Mykorrhizen sinkt.

1.3 Was sind Mykorrhizapilze?

Mykorrhizapilze sind mehrheitlich Basidiomyceten, aber auch Ascomyceten und einige Zygomyceten (Dell, 2002), die zusammen mit Feinwurzeln von Pflanzen in eine mutualistische Symbiose treten und eine eigenständige morphologische Struktur, die Mykorrhiza, bilden, die einen intensiven Stoffaustausch zwischen beiden Partnern ermöglicht. Bronstein (1994) definiert eine mutualistische Symbiose als interspezifische Interaktion, bei der die Vorteile für beide Partner die entstehenden Kosten überwiegen.

Diese Arbeit konzentriert sich auf die Gruppe der Ektomykorrhizapilze, die hauptsächlich mit Gehölzpflanzen in Symbiose treten (Abb. 1 a,b, Abb. 47 b-e). Diese sind charakterisiert durch die Ausbildung eines Hartig-Netzes (Smith und Read, 1997), in dem die Pilzhypen jedoch nicht in die Pflanzenzellen eindringen. Weiterhin bildet der Pilz einen Hyphenmantel, der die Feinwurzeln umschließt. Mykorrhizapilze stehen dadurch an der Schnittstelle zwischen Pflanze und Boden und ermöglichen einen intensiven Stoffaustausch. Dabei erhält der Pilz einen bedeutenden Teil der pflanzlichen Photoassimilate (Colpaert et al. 1992; Fogel und Hunt, 1983; Wallander et al. 1997b), was dessen Wachstum begünstigt. Dadurch wird der Boden mit organischer Materie angereichert. Auf der anderen Seite sind Bodenpilze, inklusive Ektomykorrhizapilze, die zahlreiche hydrolytische Enzyme bilden können (Chalot und Brun, 1998; Redlack et al. 2001), an der Streuzersetzung beteiligt. Außerdem sind Ektomykorrhizapilze in der Lage, effektiv mineralische Nährstoffe aufzunehmen und

Nährelemente, insbesondere Phosphor, durch die Ausscheidung organischer Säuren (Arocena und Glowa, 2000; Landeweert et al. 2001) aus mineralischer Substanz zu lösen und verfügbar zu machen. Als Symbiosepartner an Pflanzenwurzeln leiten die Mykorrhizapilze aufgenommene Nährstoffe an die Pflanze weiter (Finlay et al. 1989, 1992; Perez-Moreno und Read, 2000), verbessern so die Nährstoffversorgung der Pflanze und somit im Allgemeinen deren Wachstum. Durch die Vielzahl feiner Hyphen bildet das Myzel eine an Austauschprozessen beteiligte Oberfläche, die um ein Vielfaches größer ist (ca. 80 % der absorbierenden Oberfläche bei jungen Kiefernpflanzen) als die von Feinwurzeln und Wurzelhaaren (Rousseau et al. 1994). Außerdem kann das Pilzmyzel ein sehr viel größeres Bodenvolumen erschließen (Rousseau et al. 1994; Smith und Read, 1997) und durch die Feinheit der Hyphen können diese in Bodenporen eindringen, die für Feinwurzeln nicht zu erreichen sind. Allerdings wird vermutet, dass die Ausbildung und der funktionelle Charakter der Mykorrhiza variabel sind, sich entlang von Umweltgradienten bewegen und von vielen Faktoren abhängen (Colpaert et al. 1992; Setälä et al. 1997). Nährstoffreiche Bedingungen hemmen die Ausbildung von Mykorrhizen (Harley und Smith, 1983; Setälä et al. 1997; Wöllecke, 2001) und der Vorteil der Mykorrhizierung für das Pflanzenwachstum verringert sich oder kehrt sich um (Colpaert et al. 1992; Nylund und Wallander, 1989; Tiunov und Scheu, 2005; Wallander et al. 1997b). Durch ihre saprotrophen Eigenschaften können viele Arten als Reinkultur ohne Pflanzenpartner kultiviert werden, was die Durchführung von Laborexperimenten vereinfacht.

Eine andere Pilzgruppe, die Endomykorrhizapilze, bilden hauptsächlich mit krautigen Pflanzen Symbiosen. Ein Hyphenmantel und ein Hartig-Netz werden in der Regel nicht ausgebildet, dafür durchdringen die Hyphen die Zellwand und bilden innerhalb der Zelle oberflächenvergrößernde Strukturen. Diese Pilze sind auf ihren Pflanzenpartner angewiesen und lassen sich nur schwer kultivieren.

1.4 *Folsomia candida* als Standardorganismus und Vertreter der Collembolen

Generelle Aspekte zu Collembolen wurden von Petersen (2002) und Dunger (1983) zusammengefasst. Collembolen (Arthropoda) sind Teil der Bodenmesofauna und integraler Bestandteil des Bodenökosystems (Dunger, 1983; Fountain und Hopkin, 2005). Die Individuendichte in einem gut differenzierten Wald wird auf ca. 40000 je Quadratmeter geschätzt, was jedoch nur einer Biomasse von 0,4 g/m² entspricht (Dunger, 1983). Petersen (2002) spricht von einem Anteil von 1 - 10% der Bodenfauna an der Biomasse. Je nach Untersuchungsmethoden wurden Collembolen als Generalisten, Opportunisten oder selektierende Fresser bezeichnet. Die Untersuchung des Darminhaltes mehrerer Arten (Ponge, 1991, 2000) und Untersuchungen in Containern (Gunn und Cherrett, 1993) zeigte polyphages Verhalten. In zahlreichen Laborexperimenten und anderen Untersuchungen beobachtete man sehr starke Präferenzen für Pilzhypen und deutliche Bevorzugung einzelner Pilzarten. Inzwischen scheint es erwiesen, dass auch Collembolen als „choosy generalists“, wie von Schneider et al. (2005) für Hornmilben formuliert, also wählerische Allesfresser mit starker Präferenz für Pilzhypen (Fountain und Hopkin, 2005; Scheu und Simmerling, 2004) bezeichnet werden können. Dabei kann die Fraßpräferenz zwischen einzelnen Arten sehr

ähnlich (Lartey et al. 1989; Scheu und Simmerling, 2004; Schultz, 1991), aber auch unterschiedlich sein (Chen et al. 1995; Scheu und Simmerling, 2004).

Folsomia candida (Willem) (Collembola, Isotomidae, Abb. 4), ist eine weit verbreitete Collembolenart (Fountain und Hopkin, 2005), die euedaphisch im Porenraum des Bodens lebt (Dunger, 1983) und in vielfältigen Lebensräumen, wie Grassland und landwirtschaftlich genutzten Flächen, Laub- und Nadelwäldern, in teilweise hohen Abundanzen vorkommt (Fountain und Hopkin, 2005; Klironomos und Kendrick, 1995; Klironomos und Moutoglis, 1999; Klironomos et al. 1992; Krivtsov et al. 2003). Die Art gilt als Standard- oder Modellorganismus für Untersuchungen mit Collembolen (DIN ISO 11267, 2001). Ihre Mykophagie wurde bereits mehrfach beobachtet, (z.B. Kaneda und Kaneko, 2004; Scheu und Simmerling, 2004), was den Vergleich mit früheren Ergebnissen ermöglicht und für die Interpretation der eigenen Ergebnisse von Bedeutung ist. Die Art ist leicht unter Laborbedingungen zu kultivieren und vermehrt sich durch Parthenogenese mit einer hohen Reproduktionsrate (Chen et al. 1995; DIN ISO 11267 (2001); Fountain und Hopkin, 2005) was für die durchgeführten Experimente von entscheidender Bedeutung war. Die Art ist blind, interne Photorezeptoren werden jedoch vermutet (Fountain und Hopkin, 2005). Bis zur Geschlechtsreife dauert es bei 20°C ca. 21 bis 24 Tage. Eier werden fast überall (auf Pilzmyzel, Agar, Schalenrand) in Haufen (Abb.4b) abgelegt (Butcher et al. 1991; Fountain und Hopkin, 2005) und die Jungtiere schlüpfen nach 7 bis 10 Tagen. Erwachsene Tiere können bis zu 45 Häutungen mit jeweils kurzen reproduktiven Phasen durchlaufen (Fountain und Hopkin, 2005). Es gibt zahlreiche Versuche, die die Eignung der Art für Labor und Mikrokosmenversuche und ihr fungivores Fraßverhalten (Abb. 4c) belegen (Booth und Anderson, 1979; Kaneda und Kaneko, 2004; Klironomos et al. 1992; Leonard, 1984; Moore et al. 1987), weshalb *F. candida* auch für die vorliegenden Versuche ausgewählt wurde.

2. Material und Methoden

2.1 Kultivierung der Collembolenart *Folsomia candida*

F. candida wurde gemäß der DIN-Vorschrift DIN ISO 11267 (2001) in verschließbaren Plastikschaalen auf feuchtem Gips, der mit wenig Aktivkohle (Masseverhältnis 9:1) versehen wurde, kultiviert. Die Schalen wurden regelmäßig befeuchtet und die Collembolen mit Trockenhefe (*Saccaromyces cerevisiae*) gefüttert. Um die experimentellen Bedingungen zu standardisieren, wurden die *Folsomia*-Kulturen im Vorfeld synchronisiert. Dafür wurden ca. 20 Individuen für maximal 3 Tage in neue Schalen gesetzt und nach erfolgter Eiablage wieder entfernt (Fountain und Hopkin, 2005). Nach ca. 4 Wochen hatten die geschlüpften Collembolen das adulte Stadium erreicht und konnten für die Experimente verwendet werden. Durch diese Prozedur wurde gewährleistet, dass sich die Individuen in der gleichen Alters- und Entwicklungsstufe befanden, was Voraussetzung für die Vergleichbarkeit der Experimente ist. Zwei Tage vor Beginn der Experimente wurde das Füttern eingestellt, um zum einen das Kontaminationsrisiko durch Hefe zu reduzieren und um den Einfluss der pilzlichen Nahrungsquellen auf verschiedene Parameter wie das Fraßverhalten und die Eiablage zu betonen.

2.2 Verwendete Pilzstämme

2.2.1 Isolation und Kultivierung der Pilze

Für die anstehenden Experimente wurden Kulturen von Dr. S. Gebhardt und A. Silberstein aus der Stammsammlung des Lehrstuhls für Bodenschutz und Rekultivierung, BTU Cottbus, sowie Isolate, die freundlicherweise von Dr. S. Raidl (LMU München, Department Biologie I Systematische Mykologie) und Dr. B. Münzenberger (ZALF e. V. Müncheberg) zur Verfügung gestellt wurden, verwendet. Zusätzlich wurden zahlreiche frische Isolate von lokal vorkommenden Pilzen mit gewünschten Eigenschaften hergestellt.

Die Isolation erfolgte aus Fruchtkörpern und Mykorrhizen. Hierzu wurden frisch gesammelte Fruchtkörper mit Hilfe von Bestimmungsliteratur (Bon, 1988; Breitenbach und Kränzlin, 1978-2005) bestimmt und der Pilzstamm in Kultur gebracht. Dazu wurden die Fruchtkörper unter der Sterilbank (LaminAir HB 2448, Heraeus) mit Skalpell und Schere so zerteilt, dass man mittels Pinzette aus der Mitte des Stieles und Hutes frisches Myzel entnehmen konnte. Bei Mykorrhizaspitzen und bei Fruchtkörpern, deren Anatomie eine solche Vorgehensweise nicht zuließ, wurde das Material durch Eintauchen in Wasserstoffperoxid (30%, 10 bis 20 Sekunden) und mehrfaches Spülen mit sterilem Wasser oberflächensterilisiert. Fruchtkörperstücke und Mykorrhizen wurden auf Standardmedium (Modified Melin-Norkrans-Agar, MMNC-Medium siehe Tabelle 1, Marx, 1969; Baumann, 2005) bzw. auf eine Abwandlung dieses Substrates mit nur einem Zehntel des Glucosegehaltes (MMNC1/10, siehe Tabelle 1) übertragen, in einem Brutschrank bei Dunkelheit und 20 °C inkubiert und auswachsendes Myzel überimpft. Das Mangelmedium besaß den Vorteil, dass eventuelle Kontaminationen nicht so schnell wuchsen wie auf dem Vollmedium und so die Möglichkeit bestand, das gewünschte Myzel von der Kontamination zu trennen. Das Medium wurde mit

Salzsäure (HCl) auf den pH-Wert 5,5 eingestellt, anschließend für 20 min bei 121°C autoklaviert (Fedegari FVS 2 7.0 Integra Bioscience), langsam auf ca. 60°C abgekühlt und Thiamin als steril gefilterte Lösung zugegeben.

Tabelle 1. Zusammensetzung des Modified Melin-Norkrans-Nähragar: Angaben in Gramm (g) für 1 Liter, pH 5,5

Substanz	Menge in g/l
NaCl	0,025
KH ₂ PO ₄	0,5
CaCl ₂	0,05
(NH ₄) ₂ HPO ₄	0,25
FeCl ₃	0,005
MgSO ₄ *7H ₂ O	0,15
Spurenelemente	10 ml
Thiamin	0,0001 (nach autoklavieren)
Glucose	10 (1 bei MMN-C1/10)
Malt Extract	5
Casein	1
Agar	20
Stammlösung für die Spurenelemente nach Fortin und Pieche (1997), Angaben in g/l	
KCl	3,728
H ₃ BO ₃	1,546
MnSO ₄ * H ₂ O	0,845
ZnSO ₄ * 7 H ₂ O	0,575
CuSO ₄ * 5 H ₂ O	0,125
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ * 4 H ₂ O	0,18

2.2.2 Eigenschaften und Eingruppierung der verwendeten Pilzarten

Die Fraßexperimente wurden mit insgesamt 32 verschiedenen Pilzstämmen durchgeführt (Tabelle 2). Voraussetzung für die Auswahl der Pilze war deren Kultivierbarkeit und ein deutliches Wachstum auf dem Nährmedium. Einige Arten wie z.B. *Amanita muscaria* und *A. phalloides* wurden erfolgreich isoliert, konnten aber aufgrund zu geringen Wachstums nicht

Tabelle 2. Auflistung der verwendeten Pilzstämmen mit zugehörigen relevanten Merkmalen

verwendete Pilzstämmen	Stamm, Herkunft	ECM/ Saprophyt	besondere Eigenschaften	Myzelstruktur
<i>Agaricus xanthoderma</i> Gen.	SR1128 (LMU)	Sapro	bitter, Aparikon, Xanthodermin	LM
<i>Armillaria spec.</i>	JB 3 (BTU)	Sapro	0	im Agar
<i>Boletus erythropus</i> Pers.;	CB S6 (BTU)	ECM	0	LM
<i>Cenococcum geophilum</i> Fr.	CB S3 (BTU)	ECM	dunkel pigmentiert	LM
<i>Clitocybe nebularis</i> (Batsch) Quél.	SR1191 (LMU)	Sapro	0	oberflächlich
<i>Clitocybe phyllophila</i> (Pers.: Fr.) P. Kumm.	SR1156 (LMU)	Sapro	Muscarin	oberflächlich
<i>Drechslera sp.</i>	CB11005 (BTU)	Sapro	dunkel pigmentiert, Kristalle	LM
<i>Galerina marginata</i> (Batsch) Kühner	SR1204 (LMU)	Sapro	Amanitin	im Agar
<i>Hebeloma sinapizans</i> (Fr.) Sacc.	SR 1175 (LMU)	ECM	bitter, Cytotoxin	im Agar
<i>Hohenbuehelia geogenia</i>	SR1222 (LMU)	Sapro	0	LM
<i>Hypholoma fasciculare</i> (Huds.) Quél.	SR1198 (LMU)	Sapro	Naematolin und Fasciculol nicht nachgewiesen	oberflächlich
<i>Hypholoma fasciculare</i> (Huds.) Quél.	JB16 (BTU)	Sapro	bitter, Fasciculol nicht nachgewiesen, Naematolin nachgewiesen	oberflächlich
isolate Pinus 1	M4 (BTU)	ECM	dunkel pigmentiert	im Agar
<i>Kuehneromyces mutabilis</i> (Schaeff.) Singer & A.H. Sm.	(LMU)	Sapro	0	LM
<i>Lacrymaria lacrymabunda</i> (Bull.) Pat.	SR1213 (LMU)	Sapro	0	oberflächlich
<i>Lactarius deliciosus</i> (L.) Gray	SR1234 (LMU)	ECM	0	oberflächlich
<i>Lactarius pubescens</i> (Fr.) Fr.	JB 9 (BTU)	ECM	scharf	oberflächlich
<i>Macrolepiota procera</i> (Scop.) Singer	JB 17 (BTU)	Sapro	0	LM
<i>Paxillus involutus</i> (Batsch) Fr.	A2 (BTU)	ECM	0	LM
<i>Phialocephala fortinii</i> C.J.K. Wang & H.E. Wilcox	MAG1 (BTU)	ECM	dunkel pigmentiert	im Agar
isolate Pinus 2 (isoliert als <i>P. sclerotina</i> Wöllecke 2001)	HS4 (ZALF)	ECM	dunkel pigmentiert	LM
<i>Phialocephala fortinii</i> C.J.K. Wang & H.E. Wilcox, isolated from Pinus	030705D (BTU)	ECM	dunkel pigmentiert	im Agar
<i>Piloderma croceum</i> J. Erikss. & Hjortstam	TU279 (BTU)	ECM	Kristalle	LM
<i>Rhodocollybia butyracea</i> f. <i>butyracea</i> (Bull.) Lennox	SR1163 (LMU)	ECM	0	im Agar
<i>Sparassis crispa</i> (Wulfen) Fr.	JB 10 (BTU)	?	0	oberflächlich
<i>Suillus collinitus</i> (Fr.) Kuntze	SR1155 (LMU)	ECM	Kristalle	LM
<i>Suillus flavus</i> (With.) Singer	SR 1223 (LMU)	ECM	Kristalle	LM
<i>Suillus luteus</i> (L.) Roussel	MK38 (BTU)	ECM	Kristalle	LM
<i>Suillus luteus</i> (L.) Roussel	JB 15 (BTU)	ECM	Kristalle	LM
<i>Tricholoma triste</i> (Scop.: Fr.) Quél.	SR1240 (LMU)	ECM	0	oberflächlich
<i>Xerocomus badius</i> (Fr.) Kühner	JB 19 (BTU)	ECM	0	LM
<i>Xerula pudens</i> (Pers.) Singer	SR1176 (LMU)	?	sehr bitter	LM

verwendet werden. Die Arten wurden anhand der im Folgenden näher beschriebenen Kriterien ausgewählt und für die Experimente, die in Kapitel 2.3 beschrieben werden, je nach Fragestellung in entsprechende Gruppen eingeteilt. Dadurch konnte der Einfluss der einzelnen Eigenschaften der Pilze, morphologisch-physiologische Eigenschaften, Myzelstruktur und der Fähigkeit zur Mykorrhizabildung, auf das Verhalten der Collembolen untersucht werden.

In der folgenden Übersicht werden die Kriterien kurz zusammengefasst.

- Morphologisch-physiologische Eigenschaften
 - Kristalle und andere Hyphenauflagerungen
 - Gehalt an potentiell giftigen oder bitter bzw. scharf schmeckenden Sekundärmetaboliten
 - dunkel pigmentiert (Dematiaceae)
 - ohne oben genannte Eigenschaften
- Myzelstruktur in den Agarkulturen
 - Agar durchdringendes Myzel
 - oberflächlich wachsendes Myzel
 - Luftmyzel (LM)
- ökofunktionelle Zugehörigkeit
 - Nicht-Mykorrhizapilze (Saprophyten)
 - Ektomykorrhizapilze

Das wichtigste Auswahlkriterium lag in den morphologisch-physiologischen Eigenschaften der Pilze: der Ausbildung von kristallinen Hyphenauflagerungen, dem Gehalt an giftigen, scharf oder bitter schmeckenden Inhaltsstoffen oder der dunklen Pigmentierung. Zum Vergleich wurden ebenfalls Pilze untersucht, die keine dieser Eigenschaften besitzen.

Eine wesentliche Fragestellung der durchgeführten Untersuchungen lag in der möglichen fraßhemmenden Wirkung von kristallinen Hyphenauflagerungen und bestimmten Sekundärmetaboliten (Kapitel 1.2). Dafür wurden die Pilzstämme mit Hyphenauflagerungen in einer Gruppe zusammengefasst (*Suillus spec.*, *Piloderma croceum*). Eine weitere Gruppe bilden Pilze mit aus der Literatur bekannten oder nachgewiesenen giftigen bzw. scharf oder bitter schmeckenden Sekundärmetaboliten, z.B. etwa Muscarin (bei *Clitocybe phyllophila*) oder Bitterstoffen (*Agaricus xanthoderma*). Die Zugehörigkeit zu dieser Gruppe ist subjektiv und abhängig vom getesteten Organismus. Die Einteilung in dieser Arbeit beruht auf der Wirkung auf den Menschen (Roth et al. 1990) und auf Insekten (z.B. Coleoptera) (Besl et al. 1987; Henneberg, 2003; Mier et al. 1996) als Anhaltspunkt für eine mögliche Wirkung auf die Collembolen (Shaw, 1988). Eine andere Gruppe bilden die dunkel pigmentierten Arten, wie z.B. *Cenococcum geophilum*, welche durch die Einlagerung von Melanin in die Zellwand braun bis schwarz gefärbt sind (Jimenez et al. 1995; Maraun et al. 2003). Die letzte Gruppe in dieser Kategorie bilden die Pilzstämme, die keine der genannten Eigenschaften aufweisen. Diese Gruppe dient als Referenz für den Vergleich der Wirkung der genannten Eigenschaften.

Da weitere Eigenschaften der Pilze das Verhalten der Collembolen beeinflussen können, wurden zusätzliche Kriterien berücksichtigt. Das zweite Kriterium für die Gruppenbildung ist

die Struktur des Myzels in den Agarkulturen, da ein Einfluss auf das Fraßverhalten und die Gelegepräferenz bereits in anderen Studien diskutiert (Hiol et al. 1994) und nicht ausgeschlossen werden kann. Unterschieden wurden Pilze, die großteils im Agar wuchsen („durchdringend“), Pilze, die hauptsächlich auf der Agaroberfläche wuchsen („oberflächlich“) und Arten, die sehr viel Luftmyzel ausbildeten.

Ein letztes wesentliches Unterscheidungskriterium lag in der Zugehörigkeit zur ökofunktionellen Gruppe der Ektomykorrhizapilze oder der Nicht-Mykorrhizapilze (saprotrophe Pilze). Diese Einteilung ist für spätere Betrachtungen wichtig, da ein unterschiedliches Fraßverhalten seitens der Collembolen die Balance zwischen beiden Gruppen im Boden, den Nährstofffluss, die Mykorrhizierungsrate und in letzter Konsequenz das Pflanzenwachstum beeinflussen kann (siehe Kapitel 1.1).

Die Pilzarten innerhalb der einzelnen Gruppen gehören teilweise zu sehr unterschiedlichen taxonomischen Gruppen. Die aufgeführten Eigenschaften sind aber in Bezug auf die Fragestellung der Untersuchung von entscheidender Bedeutung. Zusätzlich zum Vergleich der Gruppen innerhalb eines Kriteriums kann durch den Vergleich der Kriterien selbst deren Bedeutung für den Einfluss auf das Verhalten der Collembolen abgeschätzt werden.

2.2.3 Mikroskopische Untersuchung der Pilzarten

Alle Pilzstämme wurden lichtmikroskopisch auf die Ausbildung von Hyphenauflagerungen unter Versuchsbedingungen (Wachstum auf Agar) hin kontrolliert. Ausgewählte Isolate wurden außerdem rasterelektronenmikroskopisch untersucht. Für die Lichtmikroskopie wurden aktiv wachsende Myzelabschnitte in Wasser gebettet und die Hyphenauflagerungen mit Hilfe eines Olympus BX51 Mikroskops und dazugehöriger Digitalkamera (Olympus DB50) und der Software „analySIS® 3.0“ dokumentiert. Die elektronenmikroskopische Untersuchung erfolgte mit einem digitalen Raster-Elektronen-Mikroskop Zeiss DSM 962 mit Sekundärelektronendetektor und Rückstreuelektronendetektor (bei starker Aufladung der Hyphen). Dazu wurden etwa 0,5 cm² große Myzelstücke ausgeschnitten, bei -20°C eingefroren und anschließend gefriergetrocknet (Christ®LOC-1M), da bei einer Standardfixierung mit Glutaraldehyd, Osmiumtetroxid und Entwässerung in einer Ethanol- oder Acetonreihe die Gefahr des Verlustes der oberflächlichen Strukturen bestand. Die Beschichtung erfolgte mit einem BAL-TEC Sputtergerät SCD 050 mit Gold.

2.2.4 Nachweis von Sekundärmetaboliten

Pilzstämme mit bekannten giftigen oder giftverdächtigen Substanzen, für die etablierte Nachweismethoden zur Verfügung standen, wurden auf den Gehalt an bestimmten Substanzen (Amanitin, Muscarin, Naematolin, Fasciculol) untersucht. Es sollte geklärt werden, ob die aus der Literatur bekannten und unter natürlichen Bedingungen im Fruchtkörper gebildeten Gifte auch unter künstlichen Bedingungen auf Agar im reinen Myzel gebildet werden. Es konnten im Vorfeld nur wenige Angaben zum Gehalt von giftigen Substanzen in Myzelen fruchtkörperbildender Bodenpilze gefunden werden. Einige Angaben

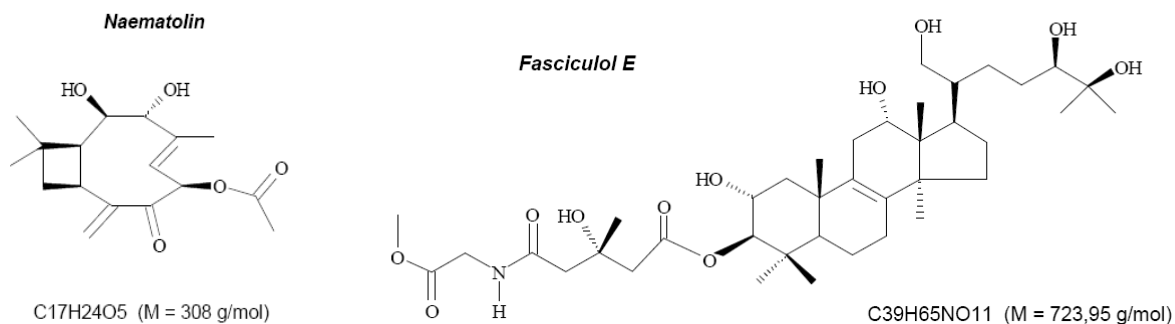
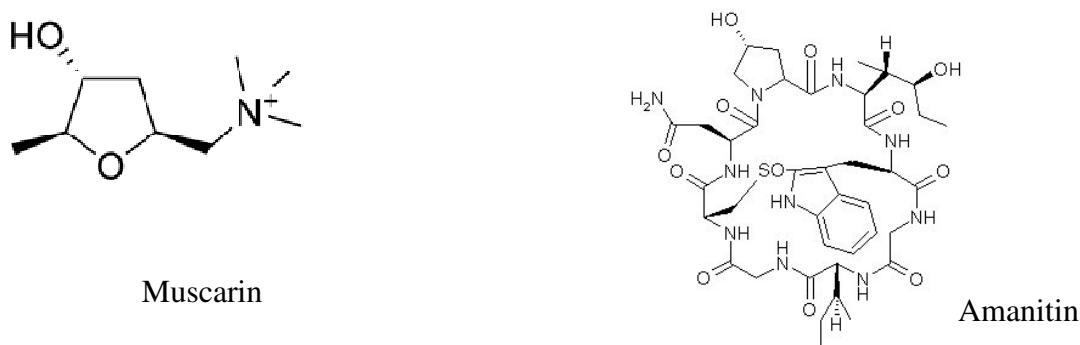


Abb. 6. Strukturformel von Naematolin und Fasciculol E

beziehen sich auf die Fruchtkörper selbst oder auf abweichende Kulturbedingungen der Myzele (Nitta et al. 1977). Die Ergebnisse der Analysen konnten mit dem Verhalten der Collembolen auf den untersuchten Myzelen in Beziehung gebracht werden.

Die Stämme von *H. fasciculare* SR1198 und JB 16 wurden am Leibniz-Institut für Naturstoff-Forschung und Infektionsbiologie (Hans-Knöll-Institut) in Jena auf den Gehalt an Naematolin und Fasciculol E und F (Roth et al. 1990) untersucht (Abb. 6). Dazu wurde der überwachsene Agar klein geschnitten, mit 50ml Essigester überschichtet, verrührt und mehrere Stunden stehen gelassen, anschließend der Überstand eingeeengt und in 0,5 ml Methanol aufgenommen. Dieser Extrakt wurde mittels Dünnschichtchromatographie (DC-Ferigplatten Durasil-25 UV254 von Macherey und Nagel, 5µl EE-Extrakt des Stammes und 5µl des Fasciculolstandards getüpfelt, Laufmittel/Ansprühreagenz: Chloroform:Methanol, 9:1/ Anisaldehyd-Schwefelsäure,) und HPLC/MS (1100 Series HPLC System gekoppelt mit 1100 Series LC/MSD-Trap; Säule: Zorbax Eclipse XDB, C18, 5µm, 150*4.6 mm, Gradient: Methanol/Wasser von 10 auf 100 %, UV-Detektion: DAD (215 nm), MS im positiv mode) analysiert (Abb. 53, Abb. 54 und Abb. 55 Anhang).



Frage kommenden Peaks wurde nochmals mit einer UV Absorptionsspektroskopie kontrolliert und durch den Vergleich mit dem Muscarinchlorid-Standard verifiziert.

Für die Untersuchung des Stammes *Galerina marginata* auf α -Amanitin (Abb. 7) wurde ebenfalls ein wässriger Extrakt nach oben beschriebenem Protokoll hergestellt. Dieser wurde am Berliner Betrieb für Zentrale Gesundheitliche Aufgaben (BBGes) mit Hilfe des BÜHLMANN Amanitin ELISA Test (Bühlmann Laboratories AG) analysiert. Dabei handelt es sich um einen Antikörpertest, der routinemäßig für die direkte, quantitative in vitro diagnostische Bestimmung von α - und γ -Amanitin in humanem Urin, Serum und Plasma verwendet wird (z.B. bei Vergiftungserscheinungen von Patienten). Die Untersuchung ergab einen Amanitingehalt von 0,83 mg/g Frischmasse. Bei anderen Pilzen sind die entscheidenden Inhaltsstoffe entweder unbekannt, oder es konnte kein Labor für die Analyse gefunden werden (z.B. *Agaricus. xanthoderma*).

2.2.5 Molekularbiologische Identifizierung von Pilzisolaten

Isolate mit unbekannter oder unsicherer Artzuordnung wurden mit Hilfe von DNA-Sequenzanalysen identifiziert. Bei Pilzen eignet sich hierzu besonders gut die ITS-Region der kleinen ribosomalen Untereinheit, da sich hier die einzelnen Taxa am deutlichsten unterscheiden (Hönig, 1996) und hier besonders viel Vergleichsmaterial in Datenbanken vorliegt.

Dazu wurde die DNA aus Myzelproben nach Protokollen von S. Gebhardt (Gebhardt, 2005) und C. Hohensee (Hohensee, 2005) sowie der Arbeitsgruppe Spezielle Botanik der Universität Tübingen isoliert, amplifiziert und sequenziert. Ein Teil der Arbeiten wurde auch am Institut für Spezielle Botanik der Universität Tübingen durchgeführt. Durch den Sequenzvergleich mit Datenbanken (GenBank) wurden die Isolate taxonomisch bestimmt.

Die Extraktion der DNA erfolgte aus frischen oder luftgetrockneten Myzelproben mit dem DNeasy® Plant Mini Kit von Qiagen (Hilden, Deutschland) und dem entsprechendem Standardprotokoll. Die Proben wurden mit einer Wolframcarbitkugel in 100 μ l des AP1-Puffer 2 mal 20 Sekunden gemahlen (FastPrep FP 120 Bio 101 ThermoSavant), was bei unzureichender Homogenisierung wiederholt wurde. Anschließend wurde die Probe entsprechend dem DNeasy® Plant Mini Kit Protokoll gereinigt und die DNA eluiert.

Für die Amplifizierung der ITS Region der rDNA wurde generell das Primerpaar ITS1F und NL4 (Tabelle 12, Anhang) verwendet, welches einen sehr großen DNA-Abschnitt von ca. 1000 BP abdeckt. Wenn mit diesen Primern kein Produkt erzielt werden konnte, wurden auch die Primerpaare ITS1F - LR21 (ca. 850-900 BP), NLMW1 - NL4 (ca. 400BP und NLMW1 - LR21 (ca. 380 BP) verwendet. Die Primer wurden von der Firma TIB MOLBIOL, Berlin synthetisiert.

Die PCR-Reaktion wurde mit dem PCR Core Kit (Qiagen, Hilden) mit den in Tabelle 13 (Anhang) aufgelisteten Chemikalien in 0,2 ml PCR-Reaktionsgefäßen durchgeführt. Die

Ansätze wurden in einem Thermocycler (Progene, Techne, Cambridge, England) nach dem in Tabelle 14 angegebenen Programm amplifiziert. Das Ergebnis der Amplifikation wurde mittels Gel-Elektrophorese (Carl Roth GmbH & Co., Karlsruhe, Deutschland) in einem 1%-igen Agarose-Gel überprüft.

Geeignete PCR-Produkte wurden mit dem QIAquick[®] PCR Purification Kit der Firma Qiagen (Hilden, Deutschland) mit dem entsprechenden Protokoll für die Benutzung einer Mikrozentrifuge aufgereinigt. Dieser Schritt ist vor allem notwendig, um die Primer aus dem PCR-Produkt zu entfernen. Mit den aufgereinigten PCR-Produkten wurde die Sequenzierreaktion in 0,2ml PCR-Reaktionsgefäßen nach dem in Tabelle 15 (Anhang) beschriebenen Ansatz für jeden Primer separat durchgeführt. Die Sequenzierreaktion erfolgte in einem Thermocycler (Progene, Techne, Cambridge, England) nach dem in Tabelle 16 (Anhang) angegebenen Programm.

Die erhaltenen Produkte wurden in Sequenzierreaktionsgefäße (0,5 ml) überführt, mit je 40 µl 75%igem Isopropanol versetzt und kurz gemischt. Danach wurden die Ansätze 30 min bei Maximalgeschwindigkeit (13000 rpm) und Raumtemperatur zentrifugiert (Biofuge pico, Heraeus, Hanau, Deutschland). Die Überstände wurden vorsichtig abpipettiert und anschließend 200µl 80%iger Ethanol zugegeben und nochmals 10min bei Maximalgeschwindigkeit zentrifugiert. Die Überstände wurden abpipettiert und die Reaktionsgefäße mit geöffneten Deckeln unter der Sterilbank (LaminAir HB 2449, Heraeus, Hanau, Deutschland) im Dunklen für mindestens zwei Stunden zum Trocknen aufgestellt. Nach der Trocknung wurde die Basenabfolge der Proben in einem Kapillar-Sequenzierer (ABI Prism 310, Applied Biosystems, Darmstadt, Deutschland) am Karl-Thime-Klinikum ermittelt.

Die Editierung und Auswertung der ermittelten DNA-Sequenzen erfolgte mit den Programmen Chromas 2.3 (Technelysium) und BioEdit Sequence Alignment Editor 7.0.5.3 (Tom Hall, Ibis Bioscience). Unleserliche Abschnitte am Anfang und Ende der Sequenzen wurden weggeschnitten und die verbleibende Sequenz auf Fehlinterpretationen der Software kontrolliert und wenn möglich falsch gelesene Stellen anhand des Chromatogramms korrigiert. Nach dem Alignment mit dem entsprechenden komplementären Gegenstrang wurden nochmals Fehlinterpretationen korrigiert. Die editierten Einzelstränge und der resultierende Konsensusstrang wurden mit Hilfe des Blast-Algorithmus (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast/Blast.cgi>) mit DNA-Sequenzen aus der NCBI (National Center for Biotechnology Informations)-Datenbank verglichen und mit Hilfe des Programms Sequin 5.53 (NCBI) bei GenBank eingereicht. Die Ergebnisse sind in Tabelle 17 (Anhang) zusammengefasst. Wesentliche Angaben zu den Sequenzen sind Ebenfalls im Anhang aufgelistet.

2.3 Fraßexperimente im Labor

2.3.1 Versuchsaufbau

Zur Klärung der in Kapitel 1.2 aufgelisteten ersten vier Fragestellungen - die Abhängigkeit des Fraß- und Eiablageverhaltens von verschiedenen Pilzeigenschaften und die Auswirkung des Fraßdrucks auf das Pilzwachstum - wurde die Interaktion zwischen Collembolen und den Myzelen in drei verschiedenen Versuchsanordnungen im Labor untersucht (Abb. 8 beispielhaft):



Abb. 8. Einfacher (ein Myzel je Schale), dreifacher (drei Myzele je Schale) und mehrfacher (mehrere Myzelblöcke je Schale) Laborversuch zur Nahrungspräferenz

i. Einfacher Auswahlversuch:

In diesem Ansatz wurden insgesamt 19 verschiedene Pilzisolat getestet (Abb. 9, Kapitel 3.2.1). Dabei wurde den Collembolen nur ein Pilzisolat je Petrischale als Nahrungsquelle angeboten. Dieser Versuch basiert auf der Attraktivität der einzelnen Pilzisolat relativ zum Nähragar. MMN-C Agar stellt eine Nahrungsquelle mit mittlerer Attraktivität dar (Schultz, 1991), die Collembolen konnten zwischen Pilz und Nährmedium wählen, und durch die relative Präferenz zu dieser Konstante konnten die Pilze indirekt verglichen werden. Ein Myzelstück wurde in die Mitte der mit Nähragar gefüllten Petrischale gelegt. Der Pilz konnte je nach Wachstumsgeschwindigkeit mehrere Tage anwachsen, wonach die Schalen mit 10 synchronisierten Individuen von *F. candida* versehen wurden. Dieser Ansatz hat gegenüber üblichen paarweisen Vergleichen den Vorteil, Einflüsse anderer Pilze (z.B. Gift, Geruch) auf das Verhalten der Tiere auszuschließen. Mit diesem Versuchsansatz wurde gleichzeitig der Einfluss der Collembolen als alleinigem Faktor auf das Myzelwachstum untersucht. Als Kontrolle dienten inokulierte Schalen ohne Collembolen.

ii. Dreifacher Auswahlversuch:

In diesem Versuchsansatz standen drei verschiedene Pilzisolat je Petrischale als Nahrungsquelle zur Verfügung und konnten direkt miteinander verglichen werden. Es wurden drei Isolate kombiniert, um den experimentellen Aufwand im Vergleich zu nur zwei Isolat je Schale zu verringern. Bei drei Isolat hat jeder Pilz mit jedem anderen direkten Kontakt, was bei vier und mehr Pilzen nicht mehr der Fall ist. Es wurden möglichst Pilze unterschiedlicher Gruppenzugehörigkeit (Gehalt an Sekundärmetaboliten, Kristallbildung,

Pilze ohne diese Merkmale) zusammen in einer Petrischale kombiniert, wobei gleichzeitig darauf zu achten war, dass sich die Wachstumsgeschwindigkeiten nicht zu stark unterschieden. Diese Versuche liefen parallel zu den einfachen Auswahlversuchen. Es wurden ebenfalls 10 Collembolen zugegeben. Auch hier wurden Kontrollschalen ohne Collembolen angesetzt, um den gegenseitigen Einfluss der Pilze unter Konkurrenz zu untersuchen und mit dem Einfluss der Collembolen in Beziehung zu setzen. Die Pilzisolates wurden in gleichem Abstand zueinander halb zwischen Schalenmitte und Rand gelegt (Abb. 8). Ließ sich eine Kombination unterschiedlich schnell wachsender Pilzstämmen nicht vermeiden, wurde der langsamer wachsende Pilz mehrere Tage früher auf den Agar überimpft, um zu Beginn des Experiments etwa gleich große Myzele zu erhalten. Folgende Kombinationen wurden untersucht (Kapitel 3.2.2, Abb. 12):

Rhodocollybia butyracea, *Hypholoma fasciculare* SR1198, *Piloderma croceum*;

Hebeloma sinapizans, *Lactarius deliciosus*, *Suillus collinitus*;

Agaricus xanthoderma, *Cenococcum geophilum*, *Xerula pudens*;

Agaricus xanthoderma, *Galerina marginata*, *Hebeloma sinapizans*;

Clitocybe phyllophila, *Galerina marginata*, *Hohenbuehelia geogenia*;

Lactarius deliciosus, *Piloderma croceum*, *Suillus flavus*.

iii. Mehrfacher Auswahlversuch:

In diesem Ansatz wurden 11 bzw. 12 Agarblöcke von aktiv wachsenden Myzelen verschiedener Arten (0), die mit einem Korkbohrer (Ø 7 mm) ausgeschnitten wurden, in gleichmäßigen Abständen an den Rand leerer Petrischalen gelegt (Abb. 8). Jede Schale wurde mit jeweils 10 Collembolen versetzt. Es wurde darauf geachtet, dass sich die morphologisch-physiologischen Eigenschaften der Pilze abwechselten. Mit diesem Design wurde eine effizientere Methode getestet, die Fraßpräferenz gegenüber mehreren Pilzen zu ermitteln (Kapitel 3.2.3). Außerdem wurde untersucht, ob die im einfachen Auswahlversuch gewonnenen Ergebnisse trotz Wechsel des Versuchsdesigns reproduzierbar sind. Gleichzeitig wurde geprüft, ob die Beobachtung der Aufenthalte der Collembolen als Maß für die Fraßpräferenz tatsächlich geeignet ist (siehe dazu Kapitel 2.3.3 i).

Tabelle 3. Artzusammensetzung der mehrfachen Auswahlversuche.

Ansatz 1		Ansatz 2	
<i>Pinirhiza sclerotia</i> , HS4	dunkel	<i>Xerula pudens</i> , SR 1176	gift
<i>Hypholoma fasciculare</i> , JB16	bitter	<i>Rhodocollybia butyracea</i> SR1163	-
<i>Hohenbuehelia geogenia</i> , SR1222	-	<i>Suillus luteus</i> ,MK38	Kristalle
Isolate Pinus 1, M4	dunkel	<i>Hypholoma fasciculare</i> , JB16	gift
<i>Galerina marginata</i> , SR1204	Amanitin	<i>Sparassis crispa</i> , JB10	-
<i>Tricholoma triste</i> , SR1240	-	<i>Piloderma croceum</i> , TU279	Kristalle
<i>Phialocephala fortinii</i> , MAG1	dunkel	<i>Agaricus xanthoderma</i> , SR1128	Gift
<i>Suillus collinitus</i> , SR1155	Kristalle	<i>Lactarius pubescens</i> , JB 9	-
<i>Macrolepiota procera</i> , JB 17	-	<i>Drechslera sp.</i> , CB11005	dunkel
<i>Piloderma croceum</i> , TU279	Kristalle	<i>Armillaria spec.</i> , JB 3	-
<i>Lacrymaria lacrymabunda</i> , SR1213	-	030705D	dunkel
		<i>Suillus luteus</i> ,JB15	Kristalle

Alle Experimente wurden mit sechsfacher Wiederholung durchgeführt. Die Versuche wurden spätestens nach 2 Wochen abgebrochen, oder wenn die Pilze den Schalenrand erreichten. Kontaminierte Schalen wurden aussortiert. Die lange Versuchsdauer wurde gewählt, da u.a. Visser und Whittaker (1977) feststellten, dass sich die Präferenzen zwischen ähnlichen Pilzen nach kurzer Zeit umkehren können. Außerdem konnte so die Anzahl an Messwerten erhöht werden ohne die Messzeitpunkte zu eng zu legen, was für die Unabhängigkeit der Messwerte problematisch wäre (Shaw, 1988). Die Schalen wurden in Dunkelheit bei 20°C inkubiert und nur zum Auswerten aus dem Brutschrank genommen. Die plötzliche Lichteinwirkung während der Untersuchung stellte keinen beobachtbaren Einfluss auf die Tiere dar.

2.3.2 Vorversuche zur Vermeidung von Kontaminationen

Die Collembolen konnten nicht unter sterilen Bedingungen kultiviert werden, wodurch sie abgesehen von der verfütterten Hefe auch teilweise Bakterien und andere Pilze auf die Versuchsplatten übertrugen. Durch das Aussetzen der Fütterung vor Beginn der Experimente konnte die Kontamination mit Hefe zwar eingeschränkt, aber nicht ganz verhindert werden. Da Kontaminationen das Fraßverhalten oder das Myzelwachstum beeinflussen können, wurden in Vorversuchen Möglichkeiten untersucht, das Problem von Kontaminationen auf chemischem Wege zu begrenzen. Zum einen wurde das Antibiotikum Tetracyclin in einer Endkonzentration von 12 µg/ml getestet. Damit konnte das Wachstum von Bakterien erfolgreich unterbunden werden. Allerdings stellte sich heraus, dass das Wachstum von *Lactarius deliciosus* ebenfalls stark gehemmt wurde. Außerdem bestand das Hauptproblem in der Kontamination mit Hefen, gegen die das Antibiotikum keine Wirkung zeigte. Des Weiteren wurde das Konservierungsmittel PARMETOL[®] DF 35 (Schülke & Mayr GmbH, Norderstedt, Deutschland) getestet, welches sich durch ein vielseitiges mikrobiologisches Einsatzspektrum (Bakterien, Hefen und filamentöse Pilze) auszeichnet. Die minimale Hemmkonzentration (MHK) liegt laut Herstellerangaben für getestete Mikroorganismen zwischen 0,006 % und 0,05%. Die Substanz wurde durch Ausplattieren in den Agar eingebracht, so dass eine Endkonzentration von 0,005%; 0,01%; und 0,02% erreicht wurde. Als Kontrolle dienten unbehandelte Schalen. Anschließend wurden Collembolen zugegeben, die über mehrere Tage durch den Kontakt mit dem Agar frei von Kontaminationen werden sollten. Es stellte sich heraus, dass sich die wirksamen Konzentrationen für Mikroorganismen und *F. candida* überschneiden. Zwar konnte bereits bei der geringsten Konzentration ein vermindertes Wachstum von Verunreinigungen festgestellt werden, allerdings kam es auch bei den Tieren bereits zu einigen Ausfällen. Mit zunehmender Konzentration wurde die Zahl an Kontaminationen geringer, obwohl sich auch bei der 0,02% noch einige wenige Pilze entwickeln konnten. Außerdem bestand die Gefahr, dass die Collembolen durch den Fraß am Agar ihre Darmsymbionten (Fountain und Hopkin, 2005) verlieren, was Konsequenzen auf die Fitness und den weiteren Versuchsablauf haben kann. Aus diesen Gründen wurde die chemische Hemmung von Kontaminationen verworfen.

2.3.3 Untersuchte Parameter

i. Als indirektes Indiz der Fraßpräferenz (Frage 1 bis 3, Kapitel 1.2) von *F. candida* wurde deren Aufenthaltsort auf der Platte bestimmt (modifiziert nach Shaw, 1988). Dafür wurde die Anzahl der Individuen auf den jeweiligen Myzelen und auf dem umgebenden Agar zweimal am Tag mit dem bloßen Auge oder unter einem Binokular bestimmt. Die Anzahl auf den Myzelen wurde zur Gesamtzahl ins Verhältnis gesetzt. Die Eignung des Aufenthaltes als Indiz für die Fraßpräferenz wurde im dritten Ansatz (mehrfacher Auswahlversuch, siehe Kapitel 2.3.1) untersucht. Dazu wurden die Fraßspuren an den Myzelstücken einmal täglich erfasst und in folgende Kategorien unterteilt: 0 = keine Fraßspuren, 1 = erkennbare Fraßspuren (Myzelverlust von bis zu 10%), 2 = das Myzel bzw. der Agarblock ist stark angefressen (Myzelverlust bis 50%), 3 = Das Myzel ist aufgefressen bzw. der Agarblock stark zerstört. Shaw (1988) bestimmte den Anteil der gefressenen Myzelfläche. Dies war aufgrund der sehr unterschiedlichen Myzelstrukturen nicht möglich. Das Ergebnis wurde mit der Individuenzahl auf den Agarblöcken korreliert (Kapitel 3.2.3).

Es war unbekannt, ob der Aufenthalt der Collembolen einer Tagesrhythmik unterliegt, was Einfluß auf das Ergebnis der Fraßpräferenz haben könnte. Daher wurde der Aufenthalt der Collembolen bei 6 Pilzarten im einfachen Auswahlversuch und bei zwei entsprechenden dreifachen Auswahlversuchen über einen halben Tag untersucht.

ii. Neben der Fraßpräferenz wurde gleichzeitig die Anzahl von Eigelegen auf den Myzelen und auf dem umgebenden Agar einmal täglich unter einem Binokular gezählt. Ort und Anzahl der Eigelege stellen ein weiteres Maß für den Einfluss der Pilze auf das Verhalten der Collembolen dar. Der Prozentsatz der Gelege auf den Myzelen relativ zur Gesamtzahl diene als Maß für die Gelegepräferenz (3.4). Außerdem stellt die absolute Gelegezahl je Petrischale im einfachen Auswahlversuch ein Fitnessparameter dar, der einen Rückschluss auf den Nährwert der einzelnen Pilzarten zulässt (siehe Kapitel 1.2, Frage 3). Shaw (1988) hielt zusätzliche Parameter neben der reinen Fraßpräferenz für die Aussagekraft der Versuche für notwendig.

iii. Als weiteres Indiz für den Nährwert der Pilze und damit mögliche Einflussgröße auf das Verhalten der Collembolen wurden der Gehalt an Kohlenstoff, Stickstoff und Schwefel in den Pilzhyphen bestimmt und mit den anderen Parametern in Beziehung gesetzt (siehe Kapitel 1.2, Frage 3 und 3.4.4). Dazu wurden von aktiv wachsenden Myzelen Luftmyzelproben entnommen und luftgetrocknet. Je Einzelmessung wurden mindestens 5 mg für einen Druckaufschluss in säuregespülten Glas-Reaktionsgefäßen mit jeweils 2 ml 65%iger HNO_3 (suprapur) versetzt, in eine *Seiff*-Apparatur eingespannt und für sieben bis acht Stunden bei 180°C zur Reaktion belassen. Danach wurde die Lösung filtriert, mit 20 ml Aqua bidest aufgefüllt und geschüttelt. Die Messung erfolgte mit einem CNS-Analyzer (Elementar Vario EL).

iv. Um den Einfluss der Collembolen auf das Wachstum der Pilze zu untersuchen (siehe Kapitel 1.2, Frage 4), wurden in den einfachen und dreifachen Auswahlversuchen (siehe

Kapitel 2.3.1) je Myzel zwei Durchmesser senkrecht zueinander zu Beginn und zum Ende des Versuches ermittelt, der Mittelwert errechnet und die Differenz durch die Versuchsdauer geteilt, um eine Wachstumsgeschwindigkeit je Tag zu ermitteln. Diese wurden mit den Platten ohne Collembolen verglichen.

In den Experimenten mit drei Pilzen je Platte (zweiter Versuchsansatz, siehe Kapitel 2.3.1) konnte neben dem Einfluss von Konkurrenz-Effekten auch die direkte Interaktion zwischen den Pilzmyzelen beobachtet werden. Deutlich sichtbare Interaktionen wurden in Anlehnung an Shaw (1995) in folgende Kategorien unterteilt: Pilzmyzele wachsen ineinander ohne sichtbare Wechselwirkungen (I), Myzel überwächst anderes Myzel (Ü), wobei letzteres gehemmt wird, Myzel wird von anderem Myzel überwachsen (ü), Myzel hemmt das Wachstum eines anderen Myzels stark/schwach (H+/-), Myzel wird durch anders Myzel stark/schwach gehemmt (h+/-), Myzele blockieren sich gegenseitig, teilweise mit Hofbildung (B). Die Ergebnisse wurden in einer Kreuztabelle dargestellt (Kapitel 3.5.4).

2.4 Topfexperimente im Gewächshaus

2.4.1 Versuchsaufbau

Die im Folgenden beschriebenen Mikrokosmenexperimente im Gewächshaus dienten dazu, die Ergebnisse der Laborexperimente auf komplexere Systeme unter Einbeziehung von Primärproduzenten zu übertragen. Die Wechselwirkungen zwischen Collembolen und Bodenpilzen und deren Einflüsse auf verschiedene Parameter, wie z.B. Entwicklung der Collembolenpopulation, Mykorrhizierungsgrad, Pflanzenwachstum oder organischer Kohlenstoffgehalt des Bodens sollten unter natürlicheren Bedingungen untersucht werden (siehe Kapitel 1.1 und 1.2, Frage 4 und 5). Dazu wurden Miniökosysteme mit Eichenjungpflanzen (*Quercus rubra*) und Zugabe von Ektomykorrhizapilzen, saprotrophen Pilzen und Collembolen sowohl als einzelne Faktoren als auch in zunehmend komplexeren Kombinationen (Tabelle 4) im Gewächshaus etabliert.

Tabelle 4. Auflistung der verschiedenen Kombinationen von Organismengruppen und Substraten im Mikrokosmenexperiment, My: Mykorrhizapilze, Sap: saprotrophe Pilze, Coll: Collembolen

Variante	Zusammensetzung
Steril	steriles Substrat
My	steriles Substrat + Ektomykorrhizapilze
Sap	steriles Substrat + Saprophyten
MySap	steriles Substrat + Ektomykorrhizapilze + Saprophyten
Coll	steriles Substrat + Collembolen
MyColl	steriles Substrat + Ektomykorrhizapilze + Collembolen
SapColl	steriles Substrat + Saprophyten + Collembolen
MySapColl	steriles Substrat + Saprophyten + Ektomykorrhizapilze + Collembolen
Komplex	steriles Substrat + Saprophyten + Ektomykorrhizapilze + Collembolen + Bodenlösung
Original	unbehandeltes Substrat

Die Experimente wurden in 250 ml großen Rosentöpfen mit 15 Parallelen je Kombination durchgeführt (Abb. 5). Das Substrat wurde aus einem 25-jährigen Roteichenbestand des rekultivierten Tagebaues Schlabendorf Nord gewonnen, in dem bereits frühere Untersuchungen durchgeführt wurden (Gephardt, 2006). Hierbei handelt es sich um einen sauren Lockersyrosem mit Kipp-Kohlesand als Substrat (Gephardt, 2006), in dem die untersuchten Roteichen einen hohen Mykorrhizierungsgrad aufwiesen. Das gewonnene Gemisch von Humusaufgabe und oberen Mineralboden wurde homogenisiert, auf 5 mm gesiebt und durch Gamma-Strahlen (min. 25,0 kGy; max. 45,0 kGy) sterilisiert (Gamma-Service Produktbestrahlung GmbH Radeberg). Die benötigte Menge für die Variante mit Originalsubstrat blieb unbehandelt. Die Sterilität des Substrates wurde durch Ausplattieren auf MMN-C Agar und Patato-Dextrose Agar überprüft.

Die Roteichenjungpflanzen wurden im Gewächshaus auf feuerveredeltem Quarzsand aus Eichensamen aufgezogen (Abb. 5), die durch eine 30-minütige Behandlung mit 5% Wasserstoffperoxid (H_2O_2) oberflächensterilisiert wurden. Nach Entfaltung der ersten Blätter wurden sie unter Zugabe der in Tabelle 4 aufgelisteten Organismengruppen in die Töpfe eingepflanzt, wobei die Wurzeln auf Abwesenheit von Mykorrhizen stichprobenartig kontrolliert wurden. Auf Grund der Beobachtungen im Laborexperiment (siehe Kapitel 3.2.1) wurden die Ektomykorrhizapilze *Cenococcum geophilum* und *Boletus erythropus* sowie die saprotrophen Pilzarten *Clitocybe nebularis* und *Galerina marginata* verwendet. Beide Mykorrhizapilze können mit Eichen in Symbiose treten, sind einfach zu unterscheiden und werden von *F. candida* gefressen, wobei *C. geophilum* deutlich bevorzugt wurde. Ein starker Fraßdruck könnte das Verhältnis der Mykorrhizen beider Arten beeinflussen. *C. nebularis* wurde in den Laborversuchen mittelmäßig gefressen und *G. marginata* gemieden. Die Pilzmyzele stammten von aktiv wachsenden Agarkulturen (zwei Myzelblöcke je Pilzart und Topf). Im komplexen Versuchansatz wurde den erwähnten Organismen zusätzlich eine zuvor aus dem unbehandelten Substrat gewonnene Bodenlösung hinzugegeben, um standorttypische Mikroorganismen als weiteren Einflussfaktor zu berücksichtigen. Die Collembolen (10 Individuen je Topf) wurden einen Monat nach Pflanzung zugegeben, um den Pilzen Zeit zum Anwachsen zu geben. Das Experiment begann im Januar 2006 und endete nach zwei Vegetationsperioden, die Temperaturen im Gewächshaus lagen zwischen 16°C (Nacht) und 20°C (Tag), die Beleuchtung bei ca. 50 % des Tageslichtes und bewässert wurde mit Leitungswasser nach Bedarf. Am Ende des Versuchs nach dem herbstlichen Absterben der Blätter wurden die Pflanzen mit Wurzelballen und Substrat vorsichtig aus den Töpfen entnommen, die Wurzeln durch leichtes Schütteln vom Großteil des Substrates befreit und wenige Tage bis zur Untersuchung in Plastetüten im Kühlschrank gelagert.

2.4.2 Untersuchte Parameter

Zur Erfassung der Collembolenanzahl (Kapitel 1.2, Frage 5) wurden diese mit Hilfe einer Hochgradienten-Extraktion in einer Kempson-Apparatur (Kempson et al., 1963; Crossley und Blair, 1991; Schauer mann, 1982) durch Anlegen eines Trockenheits- und Temperaturgradienten aus dem Substrat extrahiert. Dafür wurde die Temperatur von anfangs

20 °C täglich um 5 °C bis auf 50 °C erhöht. Die Collembolen und andere Vertreter der Bodenfauna wurden unter einem Mikroskop gezählt (Kapitel 3.6.3.)

Die Entwicklung der Ektomykorrhizapilze (Kapitel 1.2, Frage 5) wurde durch die Bestimmung des Anteils mykorrhizierter Wurzelspitzen an der Gesamtwurzelspitzenzahl erfasst. Da die Wurzelsysteme von Roteichen für die gesamte Erfassung der Wurzelspitzen zu komplex sind, wurden jeweils fünf bis sieben Seitenwurzeln entnommen, deren Gesamtwurzelspitzenzahl und Mykorrhizenzahl erfasst und auf das gesamte Wurzelsystem extrapoliert. Es wurden insgesamt drei hell- bis dunkelbraune Morphotypen, die wahrscheinlich unterschiedlichen Altersstufen des zugesetzten *Boletus erythropus* zugeordnet werden können sowie der dunkle *Cenococcum geophilum* unterschieden. Zur späteren statistischen Analyse werden die hell- bis dunkelbraunen Typen zusammengefasst und den dunklen Mykorrhizen gegenübergestellt (Kapitel 3.6.4), um den Einfluss der Collembolen auf das Abundanzverhältnis zwischen beiden Mykorrhizagruppen zu untersuchen (Kapitel 1.2, Frage 1 und 4).

Um einen möglichen Einfluss der verschiedenen Organismen auf die Zersetzungsrate zu untersuchen (Kapitel 1.2, Frage 5), wurde der Glühverlust und damit der Gehalt an organischem Kohlenstoff im Substrat ermittelt. Dazu wurde ein Teil des Substrates nach Extraktion der Collembolen auf 1 mm gesiebt, um den Einfluss großer ungleichmäßig verteilter organischer und mineralischer Bestandteile zu verringern, und ca. 10 g für die Bestimmung des Anteils an organischer Materie in einem Muffelofen bei 550 °C verglüht (Kapitel 3.6.5).

Das Wachstum der Eichenjungpflanzen (Kapitel 1.2, Frage 5) wurde durch die Bestimmung von Sprosslänge, Wurzelhals- und Sprossdurchmesser sowie durch die Bestimmung der Trockenmasse von Spross und Wurzelsystem und deren Verhältnis erfasst (Kapitel 3.6.2.)

2.5 Statistische Auswertung

Für die Fraßpräferenz wurden die Zählungen der jeweiligen Parallelen je Zeitpunkt durch einen Medianwert zusammengefasst, der dann in die statistische Berechnung einfließt. Die Gelegepräferenz (Prozent der Gelege auf dem Myzel) wurde aus dem Verhältnis der maximal erreichten Anzahl an Gelegen je Schale und der Gelegezahl auf dem jeweiligen Myzel ermittelt.

Die einzelnen Parameter wurden mit Hilfe des Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstests und den von Hartung et al. (1999) angegebenen kritischen Werten für das Kolmogorov-Smirnov-Z auf Normalverteilung untersucht. Ein Großteil der Parameter ist nicht normalverteilt. Für die statistische Auswertung wurden daher durchweg nicht-parametrische Tests angewendet. Unterschiede zwischen einzelnen Gruppen wurden mit dem Man-Whitney U-Test für unverbundene Proben auf Signifikanzen untersucht. Das Signifikanzniveau wurde im Vorfeld auf $p < 0,05$ festgelegt. Für die Untersuchung möglicher Zusammenhänge zwischen einzelnen Parametern wurde die nicht-parametrische Korrelation nach Spearman verwendet. Für die

Analyse der Ergebnisse des Gewächshausexperiments wurde zusätzlich die Korrelation nach Pearson angegeben (Tabelle 20, Anhang), da einige Parameter normalverteilt waren. Die Auswertung erfolgte mit der Software SPSS (LEAD Technologies). Erfasst und vorbereitet wurden die Daten mit Hilfe von Excel (Microsoft). Graphische Darstellungen erfolgten ebenfalls mit SPSS oder Excel.

3. Ergebnisse

Im Folgenden werden erst die Ergebnisse der Laborexperimente und später die des komplexeren Gewächshausexperiments präsentiert. Zuerst wird auf die Analyse von Sekundärmetaboliten eingegangen, da dies für die spätere Interpretation der Ergebnisse von Bedeutung ist. Im Anschluss wird die Fraßpräferenz der Collembolen für die unterschiedlichen Versuchsansätze (einfacher, dreifacher und mehrfacher Auswahlversuch) untersucht. Dabei werden jeweils die unterschiedlichen Kategorien (morphologisch-physiologisch, Myzelstruktur und Ökofunktion, siehe Kapitel 2.2.2) berücksichtigt, da diese in unterschiedlichem Maß auf die Fraßpräferenz Einfluss nehmen können. Danach wird mit der Gelegepräferenz ähnlich verfahren, wobei hier zusätzlich die Untersuchungen des Elementgehaltes der Myzele einfließen.

Im Anschluss daran wird das Myzelwachstum im einfachen und dreifachen Auswahlversuch betrachtet. Dabei wird das Wachstum alleine, unter Einfluss von Collembolen, unter Konkurrenzverhältnissen und in Kombination beider Einflüsse dokumentiert. Außerdem werden Myzelwachstum und Fraßpräferenz in Beziehung gebracht.

3.1 Gehalt an Sekundärmetaboliten

Im Vorfeld der Untersuchung war nicht bekannt, ob die verwendeten Pilzstämme mit bekannten Giften diese nicht nur im Fruchtkörper, sondern auch im Myzel und unter Laborbedingungen bilden, was für die Interpretation der Beobachtungen von großer Bedeutung ist. Daher wurden im Rahmen dieser Arbeit einige Pilzmyzele auf ihren Giftgehalt untersucht.

In keinem der beiden Stämme von *Hypholoma fasciculare* konnte Fasciculol mittels Dünnschichtchromatographie und HPLC/MS-Analytik nachgewiesen werden. Im Stamm JB 16 konnte Naematolin durch beide Methoden qualitativ nachgewiesen werden (Abb. 53, Abb. 54 und Abb. 55, Anhang). Im Stamm SR 1198 wurde das Gift nicht gefunden.

Der Pilzstamm *Clitocybe phyllophila* enthielt in beiden untersuchten Platten das Gift Muscarin (Tabelle 5 und Abb. 56 Anhang), wobei die Konzentration im Myzel je Gramm Frischmasse doppelt so hoch war wie im Myzel und Agarblock zusammen. Die Untersuchung des Stammes *Galerina marginata* ergab einen Gehalt von 0,83 mg α -Amanitin pro g Frischmasse Myzel plus Agar.

Tabelle 5. Gehalt an Muscarin in zwei Kulturen von *Clitocybe phyllophila* im Luftmyzel bzw. im Myzel und dazugehörigen Agar

Probe	Muscarin in mg/g Frischmasse
<i>C. phyllophila</i> Platte 1 Myzel+Agar	4,5
<i>C. phyllophila</i> Platte 1 Myzel	10,3
<i>C. phyllophila</i> Platte 2 Myzel + Agar	5,2

3.2 Fraßpräferenz

3.2.1 Einfacher Auswahlversuch

In den einfachen Auswahlversuchen mit nur einem Pilzstamm je Agarplatte wurde die Fraßpräferenz der Collembolen für den jeweiligen Stamm mit Hilfe des Agar als Referenzsubstrat ermittelt. Dadurch konnten die Pilzstämme indirekt miteinander verglichen und der Einfluss der zu untersuchenden Pilzeigenschaften bestimmt werden. Allerdings sind differenzierte Betrachtungen notwendig, da die getesteten kristallbildenden Pilze ausnahmslos Ektomykorrhizapilze und die verwendeten giftigen Pilzarten mehrheitlich saprotrophe Pilze waren.

Folsomia candida zeigte deutliche Unterschiede in der Präferenz für bestimmte Pilzarten (Abb. 9). Sie bevorzugte Pilze ohne Abwehrmechanismen (sekundäre Metabolite oder oberflächliche Auflagerungen) im Vergleich zu Pilzen mit Auflagerungen ($n = 90$ und 35 ; $p < 0.001$) und Fraßhemmstoffen ($n = 44$; $p < 0.001$; Abb. 10). Der Unterschied zwischen Kristallen und Giften war ebenfalls signifikant ($n = 35$ und 44 ; $p = 0,03$). Nach *Hypholoma fasciculare* SR 1198, bei dem kein Gift nachgewiesen werden konnte (Kapitel 3.1), war der dunkle Pilz *Cenococcum geophilum* die zweitattraktivste Art. Die giftige Art *Galerina marginata* mit nachgewiesenem Gehalt an Amanitin wurde am stärksten im Vergleich zum Agar gemieden (Abb. 9). Werden nur die Mykorrhizapilze betrachtet, gab es keinen Unterschied zwischen giftigen ($n = 15$) und kristallbildenden Pilzen ($n = 35$; $p = 0,907$), aber beide Gruppen wurden im Vergleich zu den Pilzen ohne besondere Merkmale ($n = 58$; $p = 0,002$ und $p < 0,001$) gemieden.

Die Gruppe der Ektomykorrhizapilze wurde im Vergleich zu den Nicht-Mykorrhizapilzen eher bevorzugt ($n = 108$ und 61 , $p = 0.04$; Abb. 10). Wenn giftige und kristallbildende Pilze nicht berücksichtigt werden, gab es jedoch keinen Unterschied zwischen Mykorrhizapilzen ($n = 58$) und Nicht-Mykorrhizapilzen ($n = 32$; $p = 0,689$).

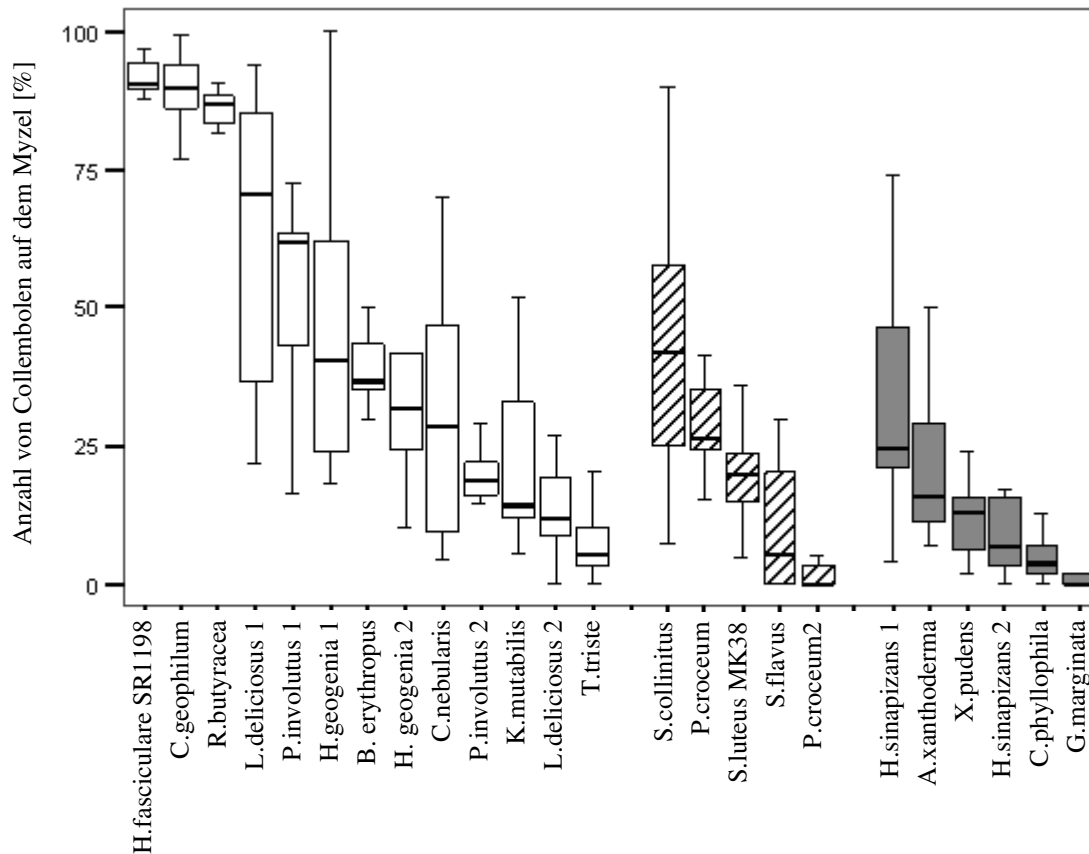


Abb. 9. Anzahl von Individuen der Collembolenart *F. candida* auf verschiedenen Myzelen in % relativ zur Gesamtzahl im einfachen Auswahlversuch, Pilze gruppiert: Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (grau), Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), keine besonderen Merkmale (weiß), Boxen enthalten den Interquartilbereich

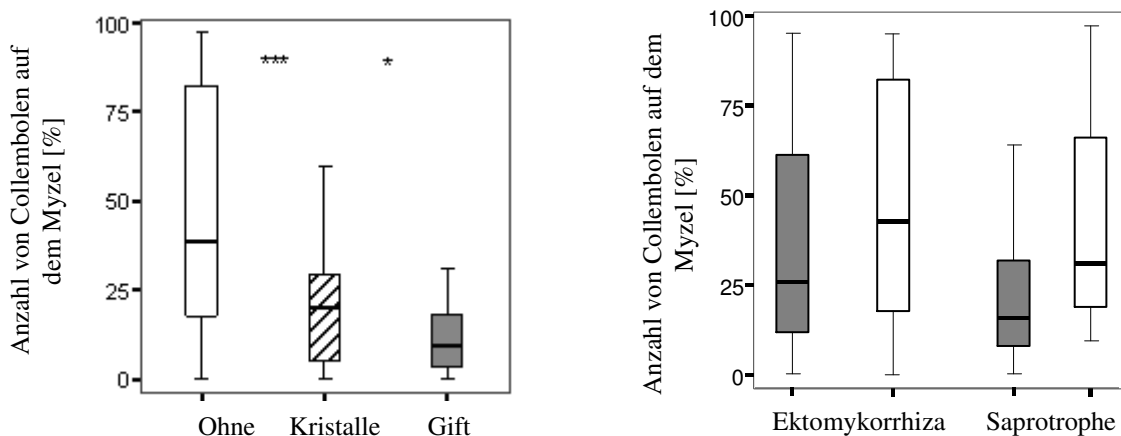


Abb. 10. Abundanz von *Folsomia candida* im einfachen Auswahlversuch in % relativ zur Gesamtzahl auf verschiedenen Myzelen, links: Pilzstämme zusammengefasst nach morphologisch-physiologischen Eigenschaften, rechts: Pilzstämme zusammengefasst nach Ökofunktionalität, alle Stämme einbezogen (grau), Stämme mit Kristallen und Giften ausgeschlossen (weiß)

Die Myzelstruktur hatte offensichtlich keinen Einfluss auf das Fraßverhalten. Es zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen Luftmyzel und oberflächlichem Myzel ($n = 90$ und 50 ; $p = 0,45$), zwischen Luftmyzel und Agar durchdringendem Myzel ($n = 90$ und 29 ; $p = 0,192$) und oberflächlichem und durchdringendem Myzel $n = 50$ und 29 ; $p = 0,307$; Abb. 11). Ähnliches gilt auch, wenn nur die Pilze ohne besondere Eigenschaften (kristallbildend oder giftig) betrachtet werden.

Bei einer Betrachtung der Wachstumsgeschwindigkeit der Pilze auf dem Agar zeigt sich, dass die Collembolen schnell wachsende Pilze tendenziell bevorzugten. Das ungestörte Myzelwachstum und die Fraßpräferenz sind schwach korreliert ($n = 18$; $r_s = 0,467$; $p = 0,05$). Dies wird in Kapitel 3.5.2 näher betrachtet.

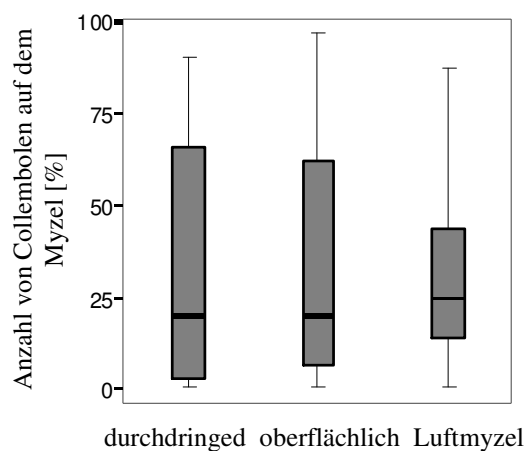


Abb. 11. Anzahl von Individuen der Collembolenart *F. candida* im einfachen Auswahlversuch in % relativ zur Gesamtzahl auf verschiedenen Myzelen, die nach der Myzelanatomie zusammengefasst sind

3.2.2 Dreifacher Auswahlversuch

Die Ergebnisse der dreifachen Auswahlversuche, in denen je drei aktiv wachsende Myzele miteinander verglichen wurden, bestätigen im Wesentlichen die Beobachtungen der einfachen Auswahlversuche. In den meisten Kombinationen wurde eine Pilzart ohne besondere Abwehrmechanismen signifikant bevorzugt (*Cenococcum. geophilum*, *Hohenbuehelia spec.* und *Hypholoma fasciculare* SR 1198, Abb. 12).

Manche Arten, vor allem die giftigen (*Agaricus xanthoderma*, *Galerina marginata* und *Clitocybe phyllophila*), wurden überhaupt nicht besucht, wenn die Collembolen andere Pilze zur Auswahl hatten. Teilweise war die Reihenfolge der Präferenz innerhalb einer Kombination dieselbe wie in den Experimenten mit einem Myzel je Platte (z.B. *Hypholoma fasciculare*, *Rhodocollybia butyracea* und *Piloderma croceum*) (Abb. 12 links).

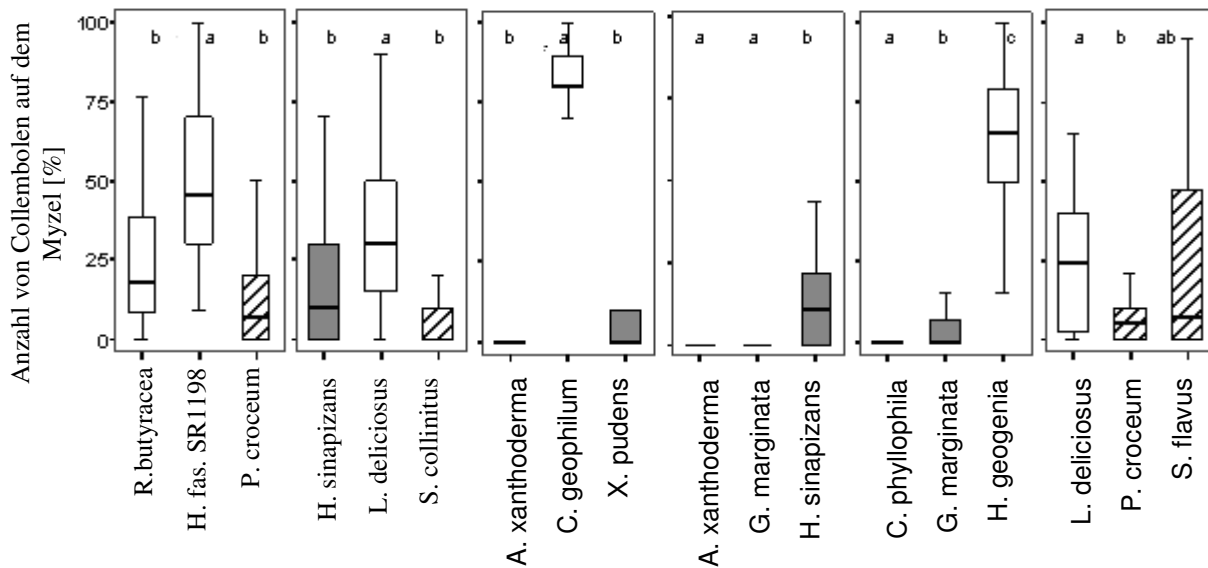


Abb. 12. Anzahl von Individuen der Collembolenart *F. candida* auf verschiedenen Myzelen im dreifachen Auswahlversuch in % relativ zur Gesamtzahl auf den Platten. Myzele sind nach morphologisch-physiologischen Eigenschaften unterteilt: grau: giftig, schraffiert: Kristalle, weiß: ohne besondere Merkmale

3.2.3 Mehrfacher Auswahlversuch

Die Beobachtungen der mehrfachen Auswahlversuche sind in Abb. 13 dargestellt. Fasst man die Pilzarten wieder zu Gruppen (morphologisch-physiologisch) zusammen, zeichnet sich in beiden Experimenten eine signifikante Präferenz für die dunkel pigmentierten Arten ab ($n = 42$; $p < 0,001$ und $n = 30$; $p < 0,001$). In Experiment 1 folgten danach mit ähnlicher Attraktivität die Pilze ohne besondere Merkmale und die Pilze mit Kristallen. Die giftigen wurden am wenigsten bevorzugt (Tabelle 6). Im Experiment 2 folgten nach den pigmentierten Arten die Pilze mit Kristallen, die giftigen und zum Schluss die Pilze ohne Besonderheiten (Tabelle 6). In Tabelle 18 (Anhang) sind die Ergebnisse von beiden Versuchen zusammen verrechnet.

In den mehrfachen Auswahlversuchen zeichneten sich Unterschiede in der Präferenz zwischen den einzelnen Myzelmorphologien ab (Abb. 14). Betrachtet man beide Experimente zusammen, wurden Pilze mit oberflächlich wachsendem Myzel ($n = 87$) signifikant weniger bevorzugt als die Pilze mit Luftmyzel ($n = 167$; $p < 0,001$) und Pilze, die hauptsächlich im Agar wuchsen ($n = 87$; $p = 0,001$).

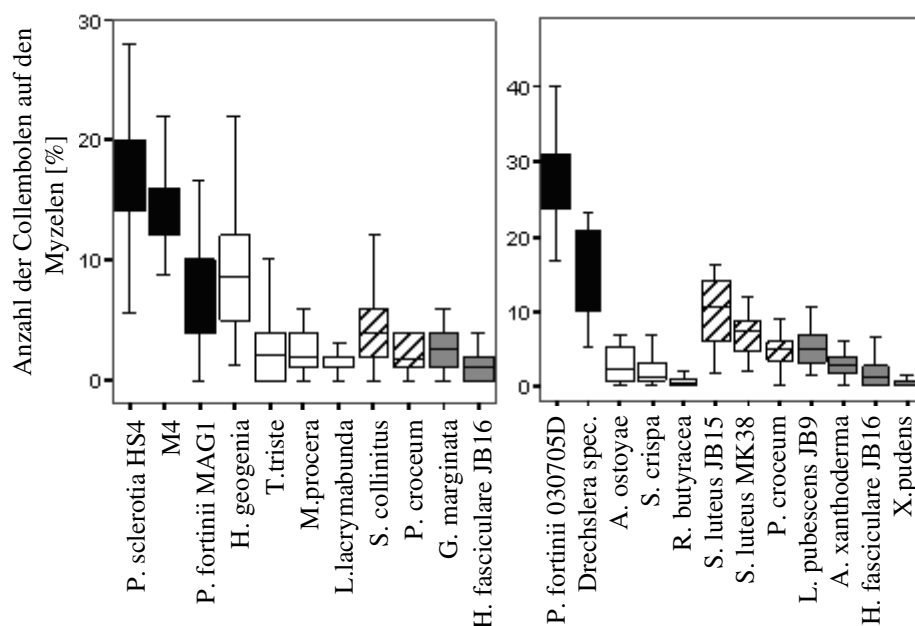


Abb. 13. Experiment 1 (links) und 2 (rechts) des mehrfachen Auswahlversuches. Anzahl der Collembolen auf den einzelnen Pilzmyzelen in % : dunkel: pigmentierte Myzele, grau: giftig, schraffiert: Kristalle, weiß: ohne besondere Merkmale

Tabelle 6. Fraßpräferenz von *F. candida* für einzelne Pilzgruppen im mehrfachen Auswahlversuch, Mittelwert der ersten Gruppe ist größer >, kleiner <, oder ohne signifikanten Unterschied – zur zweiten Gruppe

	Experiment 1 n ; p-Wert	Experiment 2 n ; p-Wert
pigmentiert x ohne	42>56 ; <0,001	
ohne x Kristalle	56 – 28 ; 0,939	
Kristalle x Gift	28 > 28 ; 0,029	45>67 ; <0,001
pigmentiert x Kristalle		30>45 ; <0,001
ohne x Gift		45<67 ; 0,009

Eine Unterscheidung zwischen Mykorrhizapilzen und Saprophyten ist im mehrfachen Auswahlversuch wenig sinnvoll, da die Merkmale pigmentiert, kristallbildend und giftig sehr ungleich verteilt sind und dadurch das Ergebnis stark verfälschen könnten. Für einen Vergleich beider Pilzgruppen unter Ausschluss der giftigen und kristallbildenden Pilze ist die übrig bleibende Artenzahl (zwei ECM, fünf Saprophyten) zu gering.

Durch den Versuchsaufbau mit ausgeschnittenen Agarblöcken mehrerer Pilzarten und die Erfassung der Fraßspuren wurde ein weiterer Aspekt, die Eignung der Collembolenzahl als Indiz für die Fraßpräferenz, untersucht (siehe Kapitel 2.3.3 i). Die kategorisierten Fraßspuren sind sehr eng mit dem Aufenthalt der Collembolen korreliert ($r_s = 0.727$, $p < 0.001$, $n = 23$, Abb. 15) und zeigen dadurch eine gute Eignung der einfacher und genauer zu bestimmenden Aufenthaltshäufigkeit als Maß für die Fraßpräferenz in den vorangegangenen Experimenten.

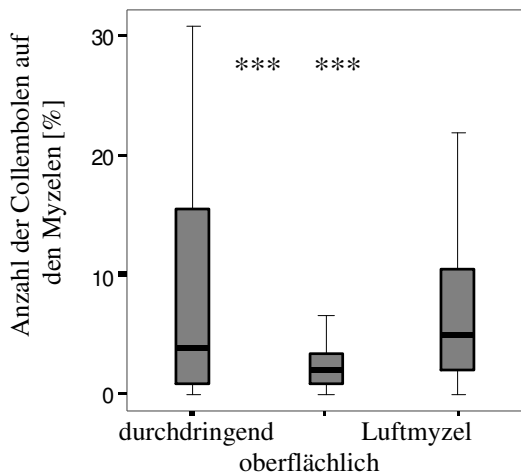


Abb. 14. Abundanz von *Folsomia candida* im mehrfachen Auswahlversuch in % relativ zur Gesamtzahl auf verschiedenen Myzelen, die nach der Myzelmorphologie zusammengefasst sind

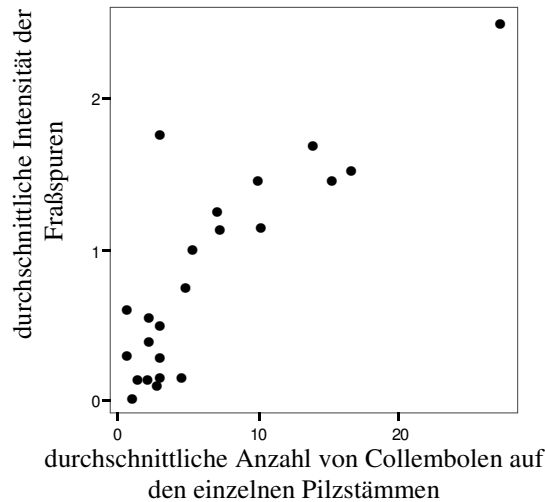


Abb. 15. Korrelation zwischen der Anzahl von Collembolen auf den Agarblöcken der einzelnen Pilzstämmen und den sichtbaren Fraßspuren

3.3 Zeitliche Dynamik der Aufenthalte

Ein weiterer Aspekt ist die Untersuchungen einer möglichen Veränderung im Verhalten der Collembolen während der Versuchsdauer und die Feststellung einer möglichen Tagesrhythmik in der Verteilung der Collembolen auf den Platten. Dies könnte das Ergebnis eventuell verfälschen.

Abb. 16 und Abb. 17 zeigen den Aufenthalt der Collembolen zu unterschiedlichen Tageszeiten in einfachen Auswahlversuchen (Abb. 16) und zwei zeitgleich laufenden mehrfachen Auswahlversuchen (Abb. 17). Während der Beobachtung über einen Zeitraum von ca. 11 Stunden mit 6 Messzeitpunkten (Abb. 17, Tag 6) variierte die Zahl der Collembolen im Allgemeinen sehr wenig. Eine Ausnahme bildet der Pilz *Hohenbuehelia geogenia*, der jedoch auch im Vorfeld starke Schwankungen zu verschiedenen Tageszeiten zeigte. Auffällig ist, dass bei den Kombinationen mit drei Pilzen je Platte ähnliche Muster zu erkennen sind wie in den zeitgleich erfolgten einfachen Auswahlversuchen. *Hohenbuehelia geogenia* und *Hebeloma sinapizans* haben zu Beginn des Experiments zu ähnlichen Zeiten ein Maximum an Collembolen. Gleiches gilt auch für *Hebeloma sinapizans* in Abb. 19 und *Clitocybe nebularis* (Abb. 20). Auch bei *Piloderma croceum* ist der zeitliche Verlauf der Kurven in beiden Ansätzen ähnlich (Abb. 18). Allerdings gibt es auch deutliche Unterschiede im Verlauf zwischen den Pilzen allein und in Kombination, wie z.B. bei *Suillus collinitus* (Abb. 19).

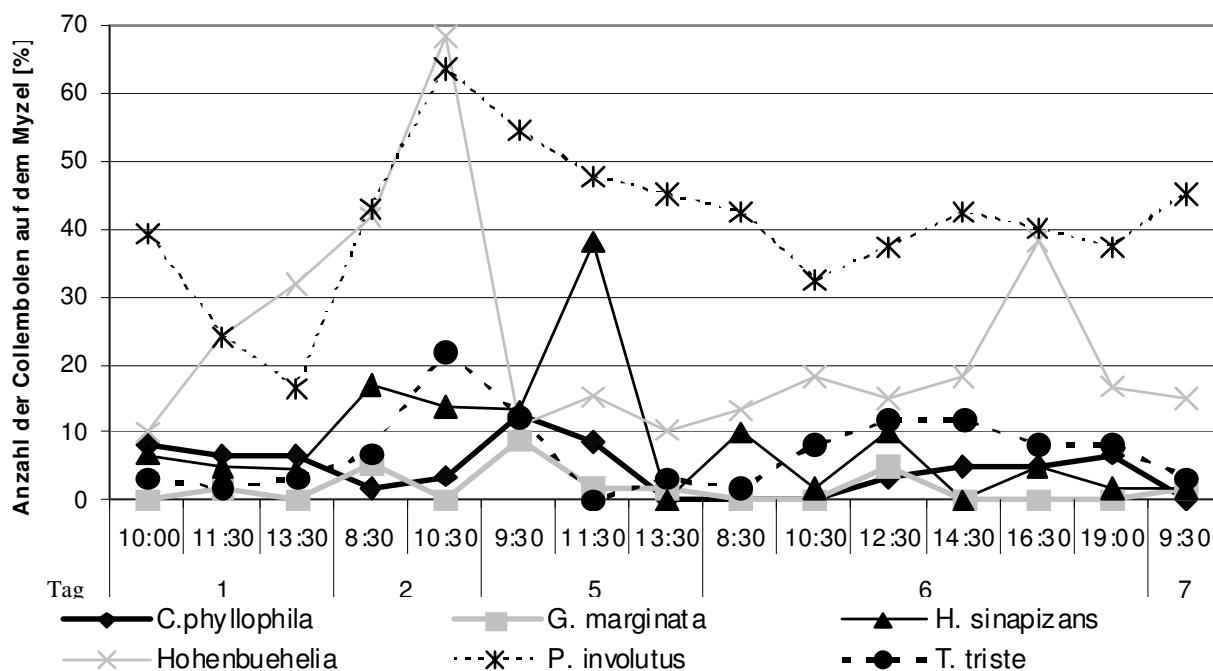


Abb. 16. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen im einfachen Auswahlversuch zu unterschiedlichen Tageszeiten und während einer halbtägigen Beobachtung (Tag 6)

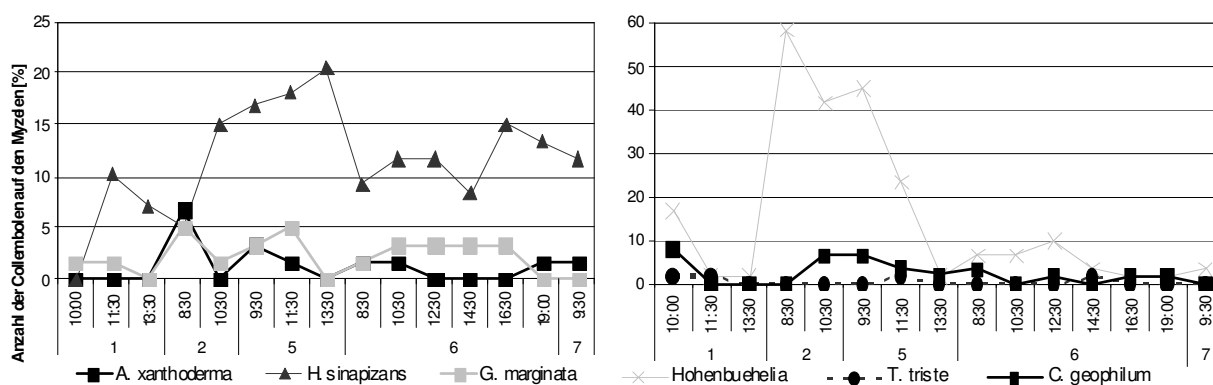


Abb. 17. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen im dreifachen Auswahlversuch zu unterschiedlichen Tageszeiten und während einer halbtägigen Beobachtung (Tag 6)

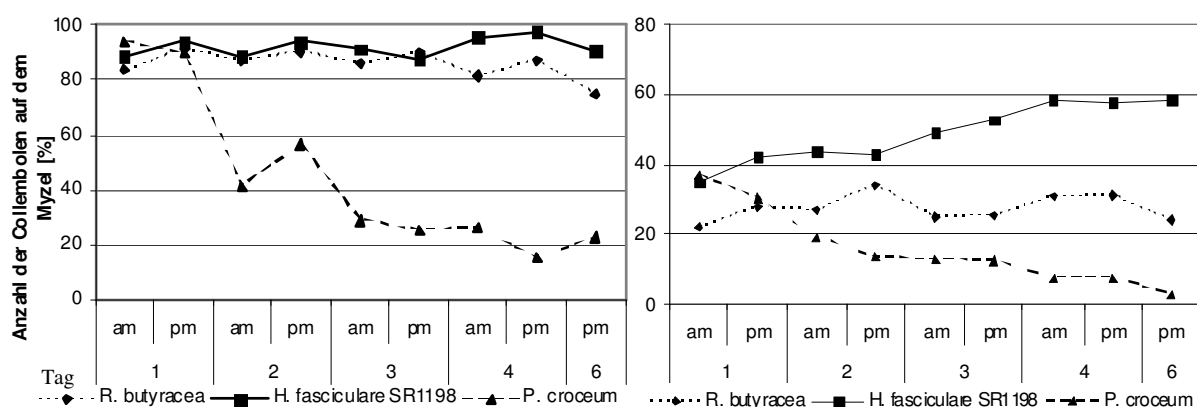


Abb. 18. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen in einfachen (links) und zeitgleichen dreifachen (rechts) Auswahlversuchen

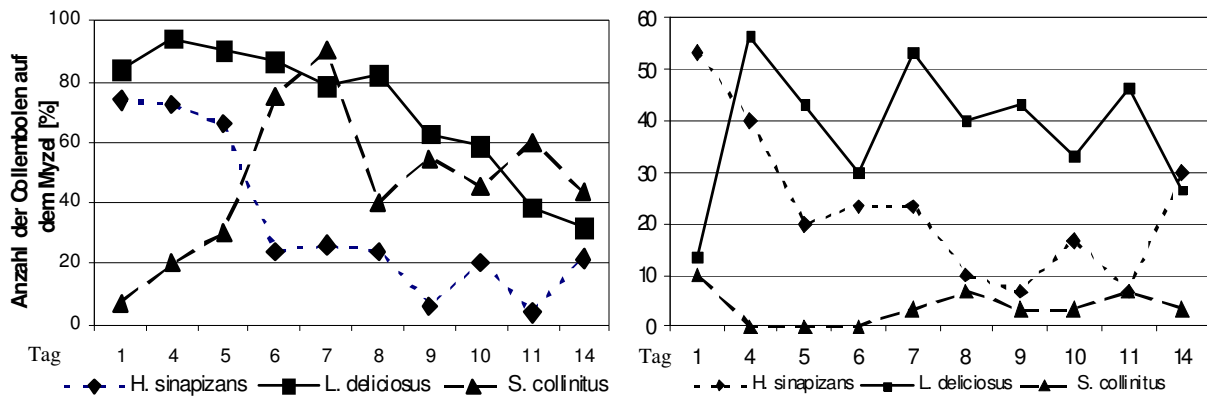


Abb. 19. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen in einfachen (links) und zeitgleichen dreifachen (rechts) Auswahlversuchen

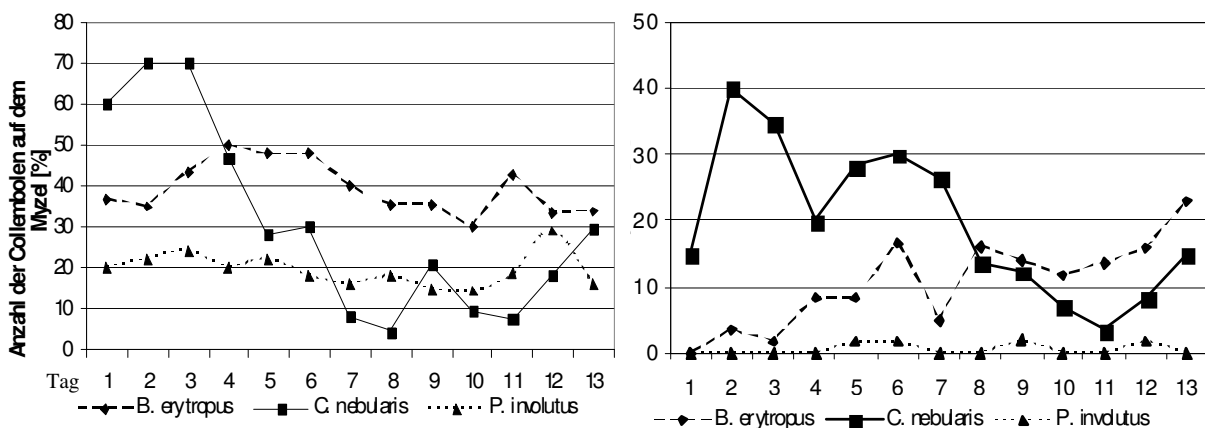


Abb. 20. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen in einfachen (links) und zeitgleichen dreifachen (rechts) Auswahlversuchen

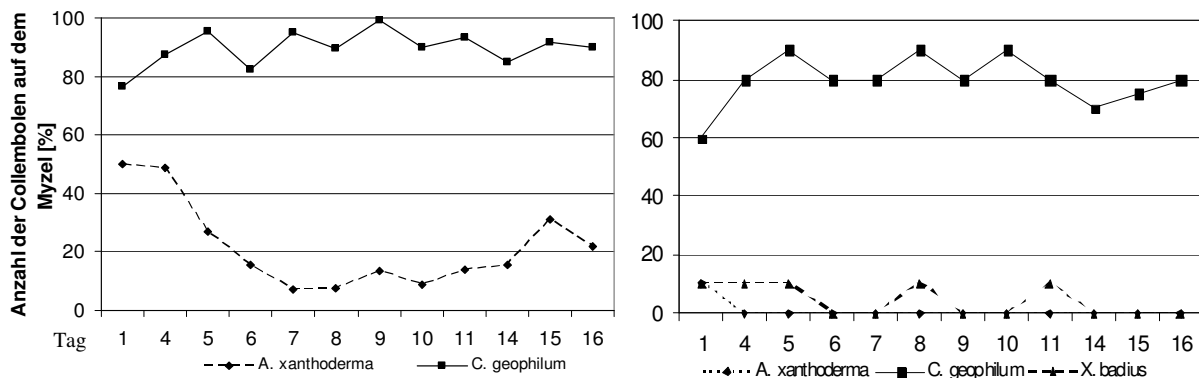


Abb. 21. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen in einfachen (links) und zeitgleichen dreifachen (rechts) Auswahlversuchen

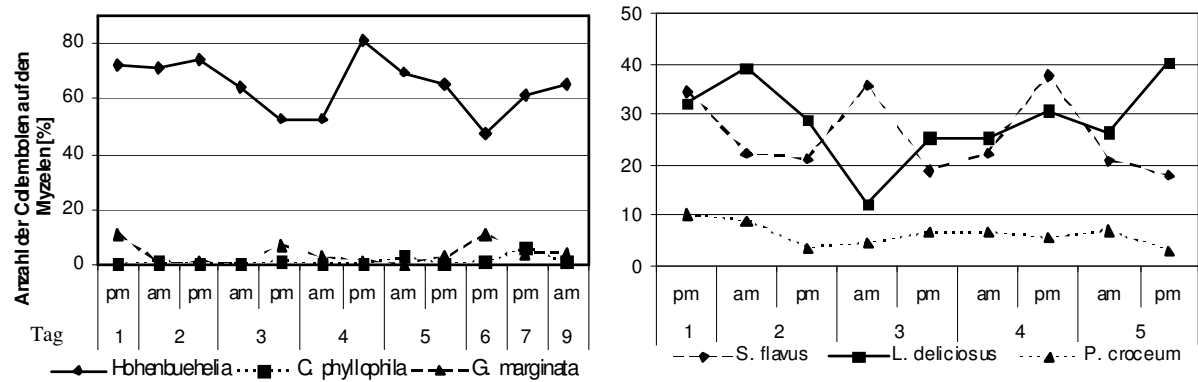


Abb. 22. Anzahl der Collembolen in % auf den Myzelen in dreifachen Auswahlversuchen

Im Allgemeinen war die Dynamik in den ersten Tagen größer als im späteren Verlauf der Versuche. Bei einigen Pilzstämmen kam es sogar zu einer Umkehr der Präferenz innerhalb der ersten Tage wie z.B. bei *Rhodocollybia butyracea* und *Piloderma croceum* (Abb. 18) oder *Hebeloma sinapizans* und *Lactarius deliciosus* (Abb. 19). Auch deshalb ist eine längere Versuchsdauer wahrscheinlich von Vorteil.

Insgesamt zeigten die durchgeführten Experimente zur Fraßpräferenz eine hohe Varianz innerhalb einzelner Arten sowie innerhalb der einzelnen Gruppen. Es wird jedoch deutlich, dass *F. candida* dunkle Pilze sowie Pilze ohne Kristalle bzw. besondere Sekundärmetabolite bevorzugte. Giftige Arten wurden signifikant gemieden, was mit dem Nachweis der entsprechenden Inhaltsstoffe im Myzel einhergeht. Der Unterschied zwischen Mykorrhizapilzen und saprotrophen Pilzen ist gering, muss aber, ebenso wie der Einfluß der Myzelstruktur, mit den anderen Parametern verglichen werden. Wie die einzelnen Faktoren zu gewichten sind und sich eventuell gegenseitig überlagern, wird im Kapitel 4.2 diskutiert.

3.4 Präferenz der Eiablage

Parallel zu den Beobachtungen der Collembolen wurde die Anzahl der Gelege und deren Lage in der Petrischale (Anteil der Gelege auf dem Myzel) ermittelt (siehe Kapitel 2.3.3). Eine Bevorzugung einzelner Myzele stellt ein weiteres Kriterium für den Einfluss bestimmter Pilzeigenschaften auf das Verhalten der Collembolen dar (Kapitel 1.2, Frage 1). Die absolute Anzahl von Gelegen gibt Aufschluss über den Nährwert der Pilze und deren Einfluss auf die Entwicklung der Collembolen. Beide Parameter wurden miteinander und mit der Fraßpräferenz in Beziehung gesetzt (Kapitel 1.2, Frage 3).

3.4.1 Einfache Auswahlversuche

Wie schon bei der Fraßpräferenz unterschied *F. candida* sehr deutlich zwischen einzelnen Pilzstämmen als Platz für die Eiablage (Abb. 23). Der Großteil der Pilzarten wurde von den Collembolen im Vergleich zum Agar zur Eiablage bevorzugt (Anzahl der Eigelege auf den Myzelen größer 50%). *H. fasciculare* SR 1198 wurde aus dieser Betrachtung ausgeschlossen, da eine prozentuale Angabe der Gelegezahl aufgrund der geringen absoluten Zahl nicht sinnvoll ist.

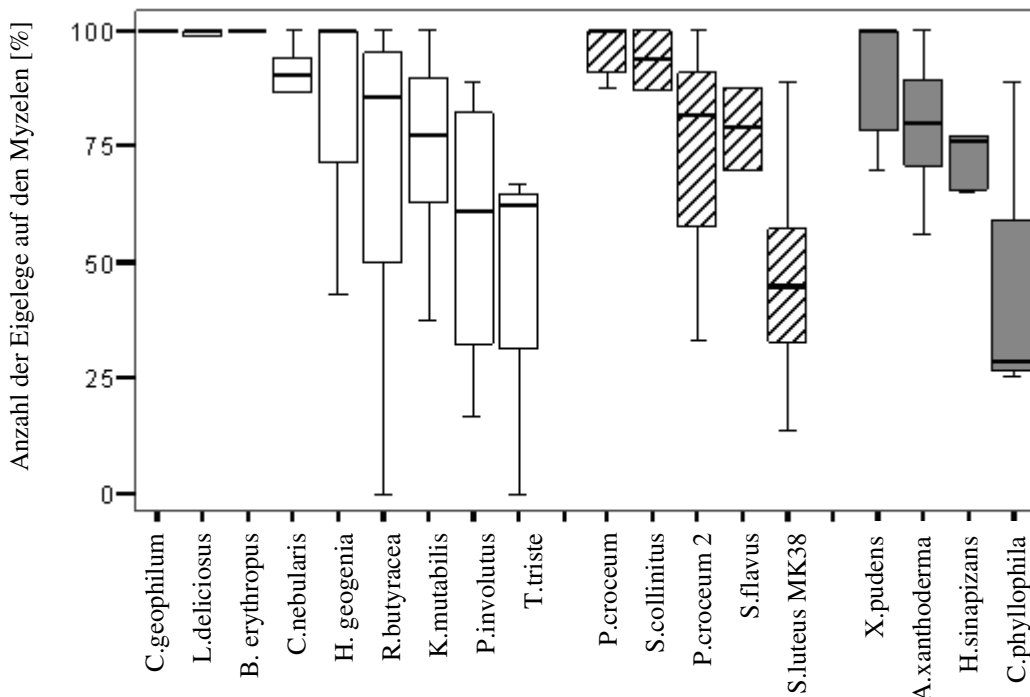


Abb. 23. Anzahl von Gelegen auf verschiedenen Myzelen in % relativ zur Gesamtzahl in den Schalen im einfachen Auswahlversuch, Pilze gruppiert: Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (dunkel), Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), keine besonderen Merkmale (weiß)

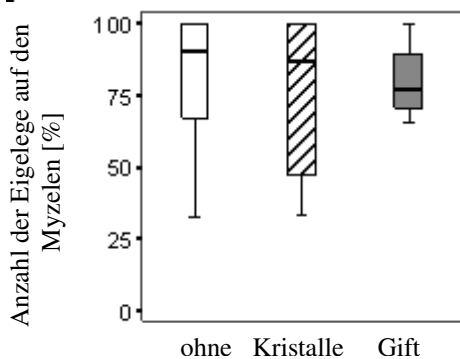


Abb. 24. Anzahl von Gelegen auf verschiedenen Myzelen in % relativ zur Gesamtzahl in den Schalen im einfachen Auswahlversuch, Pilze in Gruppen zusammengefasst: Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (dunkel), Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), ohne besondere Merkmale (weiß)

Im Gegensatz zur Fraßpräferenz (siehe Kapitel 3.2.1) ist die Gelegepräferenz zwischen den einzelnen Gruppen (ohne besondere Eigenschaften: $n = 33$; kristallbildend: $n = 13$; Fraßhemmstoffe: $n = 13$) nicht signifikant unterschiedlich ($p = 0,404$ und $0,167$; Abb. 24).

Auch in der absoluten Gelegezahl unterscheiden sich die einzelnen Pilzarten (Abb. 25). Der Fraß an Pilzen ohne Kristalle und Sekundärmetabolite ($n = 32$) führte zu einer höheren absoluten Gelegezahl als bei Pilzen mit Kristallen ($n = 14$; $p = 0,003$). Der Unterschied zu giftigen Pilzen ist nicht signifikant, lässt aber ebenfalls eine etwas geringere Anzahl vermuten ($n = 13$; $p = 0,365$), zumal der Versuch mit *Galerina marginata* aufgrund der hohen Sterberate hier nicht einfließen konnte. Der Unterschied zwischen kristallbildenden und giftigen Pilzarten ist wiederum signifikant ($n = 14$ und 13 ; $p = 0,003$), wie Abb. 25 und Abb. 26 zeigen. Ein Kontrollversuch mit reinem Nährmedium ergab eine durchschnittliche

maximale Gelegezahl von 3,6 je Platte (n=6), was im Vergleich zu den Pilzmyzelen unterdurchschnittlich ist.

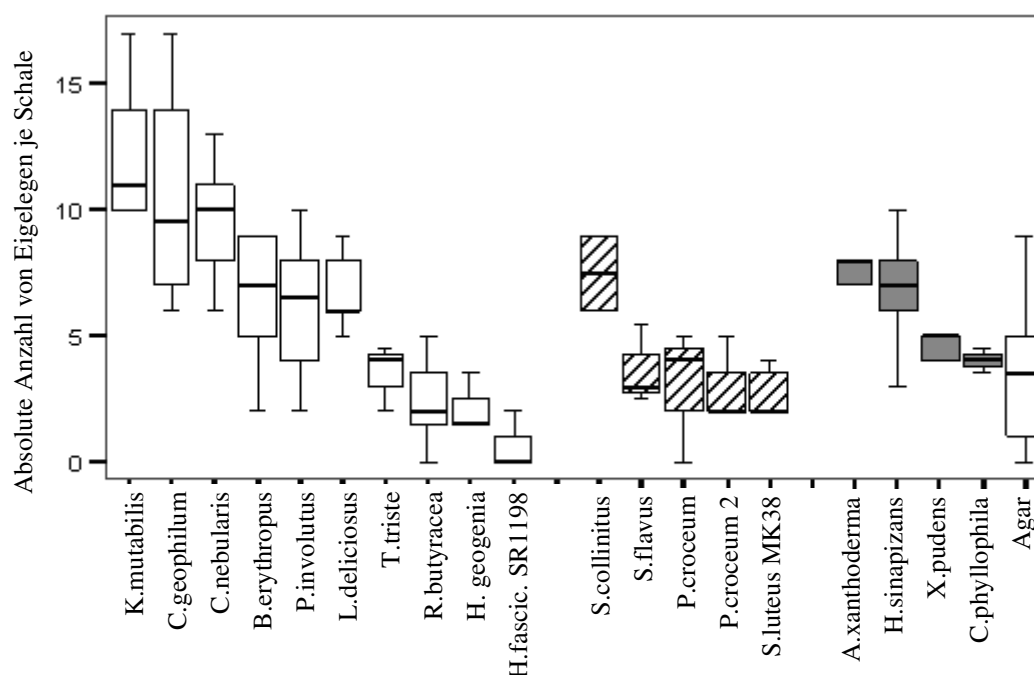


Abb. 25. Absolute Anzahl von Gelegen je Platte (Myzel + Agar) im einfachen Auswahlversuch, Pilze gruppiert: Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (dunkel), Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), keine besonderen Merkmale (weiß)

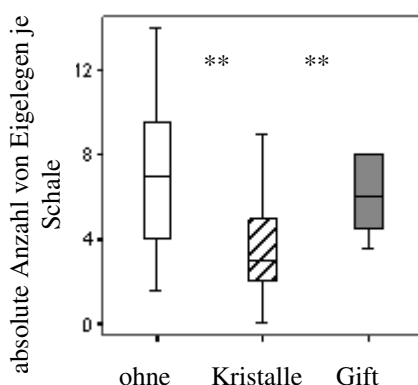


Abb. 26. Absolute Anzahl von Gelegen je Platte (Myzel + Agar) im einfachen Auswahlversuch, Pilze in Gruppen zusammengefasst: Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (dunkel), Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), ohne besondere Merkmale (weiß)

Die relative Anzahl von Eigelegen auf den Myzelen (Eiablagepräferenz) ist mit der Präsenz der Collembolen auf dem Myzel (Fraßpräferenz) korreliert ($r_s = 0,761$; $p < 0.001$; $n = 18$; Abb. 27). Ausnahmen sind z.B. *Xerula pudens*, *Piloderma croceum* und *Agaricus xanthoderma*, die sehr attraktiv für die Eiablage waren, aber sonst von den Collembolen eher gemieden wurden. Auch wenn man nur die Pilze ohne besondere Eigenschaften (Kristalle und Abwehrstoffe) betrachtet, sind Fraß- und Eiablagepräferenz korreliert ($r_s = 0,731$; $p = 0,025$; $n = 9$). Eine Besonderheit zeigte sich bei den Stämmen *Piloderma croceum* und *Tricholoma triste*. Hier konnte eine teilweise sehr hohe Sterblichkeit der auf dem Myzel geschlüpften Jungtiere beobachtet werden, was vor allem bei *P. croceum* einer relativ hohen Eiablagepräferenz entgegensteht.

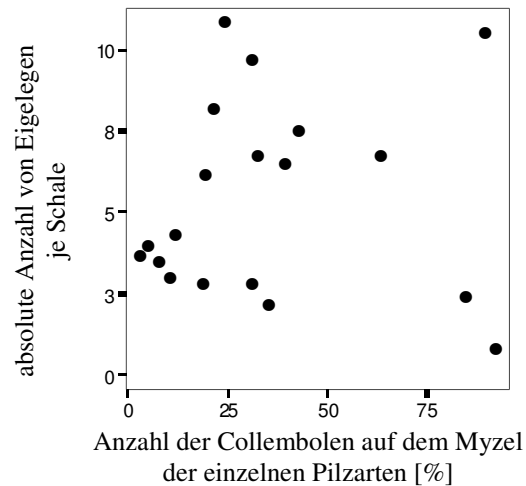
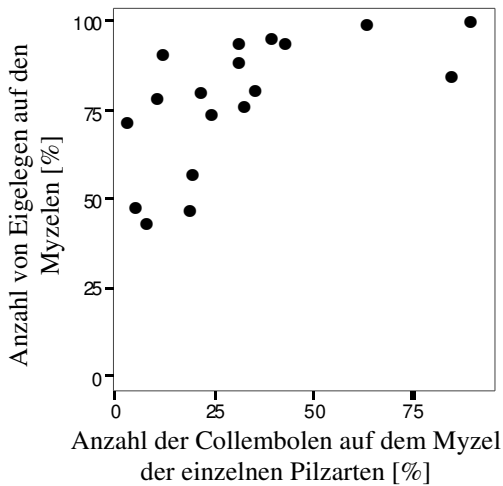


Abb. 27. Korrelation der relativen Gelegeanzahl (links) und der maximalen Gelegeanzahl (rechts) mit der Anzahl der Collembolen auf den Myzelen (Fraßpräferenz) der einzelnen Pilzarten im einfachen Auswahlversuch (siehe Abb. 25)

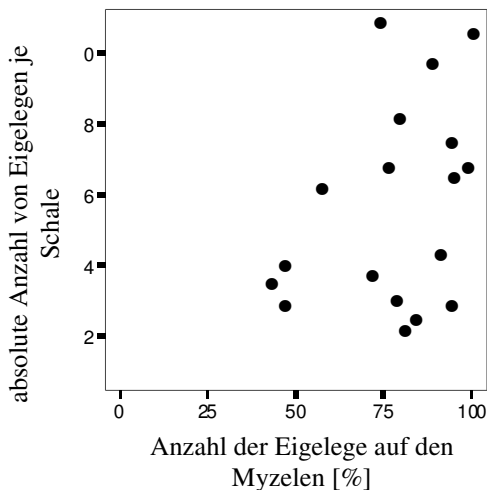


Abb. 28. Korrelation zwischen maximaler Anzahl von Gelegen je Platte (Myzel + Agar) und Pilzart im einfachen Auswahlversuch (siehe Abb. 25) und der relativen Anzahl der Eigelege auf den jeweiligen Myzelen prozentual zur Gesamtzahl

Die durchschnittliche absolute Anzahl der Eigelege in den Petrischalen ist nicht mit der Fraßpräferenz der Collembolen korreliert ($r_s = 0,061$; $p = 0,805$; $n = 19$; Abb. 27). So ist z.B. *Rhodocollybia butyracea* sehr attraktiv als Nahrungsquelle, aber die absolute Anzahl an Gelegen war sehr gering. Bei *Agaricus xanthoderma*, *Kueneromyces mutabilis* und *Clitocybe nebularis* verhält es sich umgekehrt (Abb. 9 und Abb. 25). Dies gilt auch für die ausschließliche Betrachtung der Gruppe ohne besondere Eigenschaften ($r_s = 0,1$; $p = 0,798$; $n = 9$). Werden allerdings die Pilzarten mit einer absoluten Gelegezahl unter 3,6 je Platte ausgeschlossen, um einen möglichen Einfluss des Agars zu reduzieren (siehe Kapitel 4.3.2), sind Fraßpräferenz und Gelegezahl signifikant korreliert ($r_s = 0,697$, $p = 0,008$, $n = 13$). Des Weiteren ist die absolute Anzahl der Gelege nicht mit der Gelegepräferenz korreliert ($r_s = 0,293$; $p = 0,237$; $n = 18$) (Abb. 28).

Neben den morphologisch-physiologischen Eigenschaften der Pilze können auch weitere Charakteristika, wie z.B. die Myzelstruktur oder die Zugehörigkeit zur Gruppe der Ektomykorrhizapilze oder Saprophyten (siehe Kapitel 2.2.2), die Eiablage beeinflussen.

Die Präferenz für die Eiablage bei Luftmyzel ($n = 36$) lag höher als bei Pilzen mit anliegendem Myzel ($n = 16$; $p = 0,041$) und war ähnlich bei Pilzen mit Agar durchdringenden Myzelen ($n = 7$; $p = 0,769$). Zwischen der Gruppe der Ektomykorrhizapilze ($n = 34$) und den Saprophyten ($n = 25$; $p = 0,63$) konnten keine Unterschiede festgestellt werden (Abb. 29).

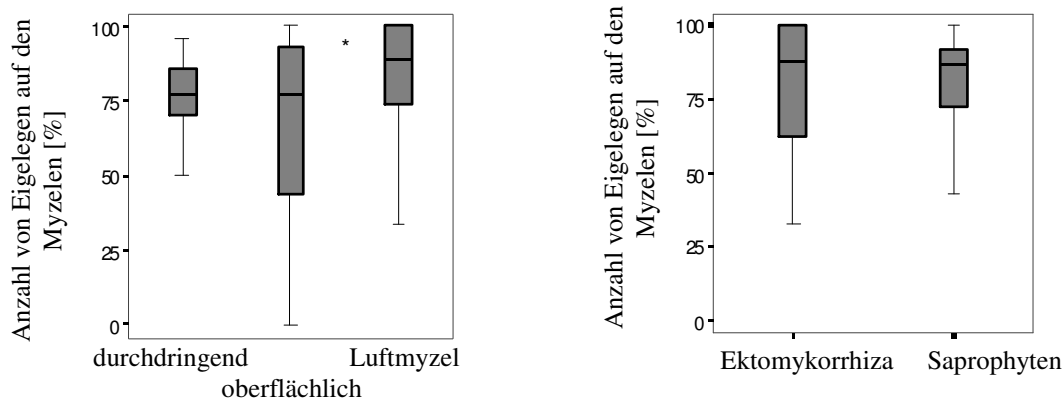


Abb. 29. Anzahl von Gelegen auf verschiedenen Myzelen in % relativ zur Gesamtzahl in den Schalen im einfachen Auswahlversuch, Pilze nach der Myzelmorphologie in Gruppen zusammengefasst (links), Pilze nach ökofunktionellem Typ in Gruppen zusammengefasst (rechts)

3.4.2 Eiablage in den dreifachen Auswahlversuchen

Die Experimente mit drei Pilzarten je Schale zeigten ähnliche Ergebnisse wie die einfachen Auswahlversuche (Abb. 30). Pilze ohne Kristalle oder Gifte wurden in der Regel für die Eiablage bevorzugt. Allerdings wurde in einer Kombination der giftige Pilz *Galerina marginata* und in einer anderen der Pilz *Piloderma croceum* bevorzugt, obwohl sie nicht als Nahrungsquelle dienen (siehe Abb. 12). Andererseits wurden *Hohenbuehelia geogenia* und *Lactarius deliciosus* als Nahrungsquelle bevorzugt, erhielten aber relativ wenig Gelege.

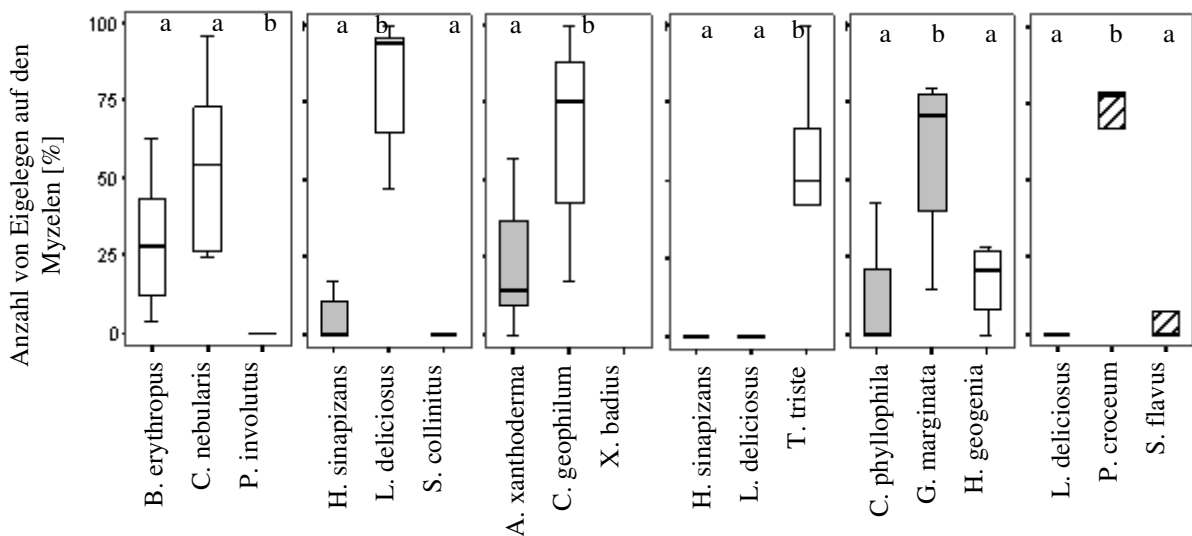


Abb. 30. Anzahl von Gelegen auf verschiedenen Myzelen in dreifachen Auswahlversuchen in % relativ zur Gesamtzahl auf den Platten. Myzele sind nach morphologisch-physiologischen Eigenschaften unterteilt: dunkel: giftig, schraffiert: Kristalle, weiß: ohne besondere Merkmale

Tabelle 7. Anzahl von Gelegen als Indiz für den Nährwert der Pilze in Platten mit nur einem Pilz verglichen mit den jeweiligen Pilzen in Kombination

verwendete Stämme	einzelnes Myzel	in Kombination
Agaricus xanthoderma	8	7,38
Cenococcum geophilum	10,5	
Hebeloma sinapizans	6,8	6,25
Lactarius deliciosus	6,8	
Suillus collinitus	7,5	
Boletus erythropus	6,5*	11
Clitocybe nebularis	9,67	
Paxillus involutus	6,17*	
Hebeloma sinapizans	4,5	4,6
Tricholoma triste	3,5	
Lactarius deliciosus	2,33	
Suillus flavus	3,5	7,3
Lactarius deliciosus	2,5*	
Piloderma croceum	3,67	
Rhodocollybia butyracea	2,43	1,57
Hypholoma fasciculeare	0,57	
Piloderma croceum	2,71	

Als weiteren Aspekt lässt sich in den dreifachen Auswahlversuchen der Einfluss einer gemischten Nahrungsaufnahme („mixed diet“) auf die Fitness der Collembolen, repräsentiert durch die maximale Gelegezahl, untersuchen. Tabelle 7 zeigt die durchschnittliche maximale Gelegezahl in Fraßexperimenten mit drei Pilzen in einer Platte verglichen mit denselben Pilzen im einfachen Fraßexperiment. In drei Kombinationen war die Gelegeanzahl größer als bei den jeweils einzelnen Pilzen, bei den anderen drei Kombinationen wurden bei mindestens einem der Pilze mehr Eier gelegt als in der Kombination.

3.4.3 Eiablage in den mehrfachen Auswahlversuchen

Fasst man die zwei mehrfachen Auswahlversuche (Versuche mit vielen Pilzen in einer Schale) zusammen, lässt sich erkennen, dass die dunkel pigmentierten Pilze ($n = 52$) im Vergleich zu Pilzen mit Kristallen ($n = 53$; $p = 0,111$) nicht signifikant bevorzugt wurden, wobei die Daten einen abnehmenden Trend vermuten lassen (Abb. 31). Zu den anderen beiden Gruppen, Pilze ohne besondere Merkmale ($n = 73$, $p = 0,005$), die an dritter Stelle stehen und den giftigen Pilzen an letzter Stelle ($n = 64$, $p = 0,001$) sind die Unterschiede allerdings deutlich (Abb. 31).

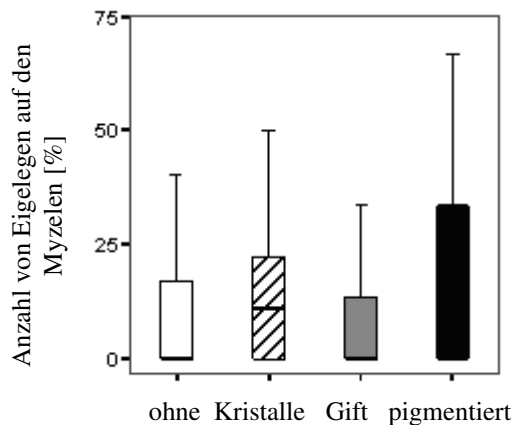


Abb. 31. Anzahl von Gelegen auf den Myzelen im mehrfachen Auswahlversuch, Pilze in Gruppen zusammengefasst: Ausbildung von oberflächlichen Kristallen (schraffiert), ohne besondere Merkmale (weiß), Gehalt an bestimmten Sekundärmetaboliten (grau), dunkel pigmentiert (schwarz)

Fraßpräferenz und Eiablage sind nur schwach korreliert ($r_s = 0.653$; $p = 0.001$; $n = 23$; Abb. 32). So wurden *Piloderma croceum*, *Macrolepiota procera*, *Agaricus xanthoderma* und in der Tendenz auch *Galerina marginata* nicht als Nahrungsquelle bevorzugt, aber zur Eiablage, während bei *Suillus luteus* (Stamm JB15) und dem Pilzstamm M4 der umgekehrte Fall eintrat. Eine Aussage über Zusammenhänge zwischen absoluter Gelegezahl und anderen Parametern lässt sich nicht treffen, da die Gelege keinem Myzel mit Sicherheit zugeordnet werden können.

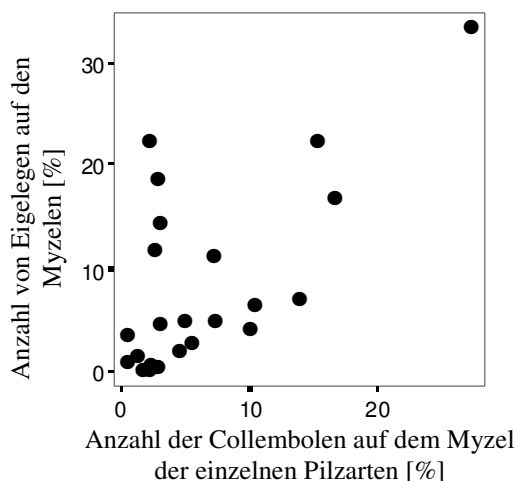


Abb. 32. Korrelation zwischen relativer Anzahl von Gelegen (Gelegepräferenz) und der relativen Anzahl von Collembolen (Fraßpräferenz) je Agarblock

Ähnlich wie in den einfachen Auswahlversuchen wurde auch hier neben den morphologisch-physiologischen Eigenschaften die Myzelstruktur und die Zugehörigkeit zu den beiden ökofunktionellen Gruppen als Einflussfaktor auf die Eiablage untersucht. Pilze mit Luftmyzel ($n = 105$) wurden als Eiablageort bevorzugt, gefolgt von Agar durchdringenden Pilzen ($n = 62$, $p = 0,014$) und anliegendem Myzel ($n = 75$; $p = 0,025$ Abb. 33). Die Zugehörigkeit zur Gruppe der Ektomykorrhizapilze ($n = 136$) oder Saprophyten ($n = 95$, $p = 0,304$) zeigt keine Unterschiede (Abb. 33).

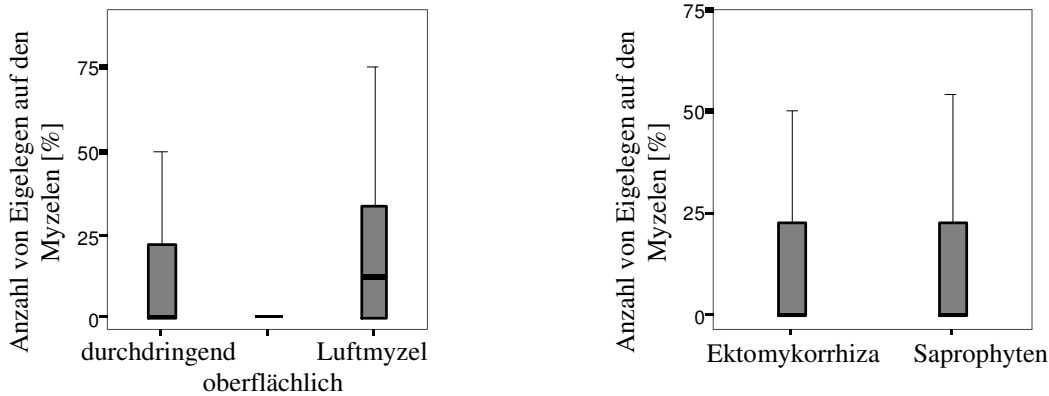


Abb. 33. Anzahl von Gelegen auf verschiedenen Myzelen in % relativ zur Gesamtzahl in den Schalen im einfachen Auswahlversuch, Pilze nach der Myzelmorphologie in Gruppen zusammengefasst (links), Pilze nach ökofunktionellem Typ in Gruppen zusammengefasst (rechts)

3.4.4 Zusammenhänge zwischen Fraßpräferenz, Eiablage und Elementgehalt

Als weiters mögliches Indiz für den Nährwert der Pilze, welcher einen Einfluss auf Fraßpräferenz und Gelegezahl haben könnte, wurde neben den absoluten Gelegezahlen im einfachen Auswahlversuch (3.4.1) von einer Auswahl an Myzelen der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt und demzufolge auch deren Verhältnis (C/N Verhältnis) sowie der Schwefelgehalt ermittelt (Tabelle 8). Dazu wurden vornehmlich luftmyzelbildende Pilzarten untersucht, um keine Verunreinigungen mit Agar zu erhalten. Alle Parameter sind nicht mit den im einfachen Auswahlversuch ermittelten Fraßpräferenzen korreliert ($-0,087 < r < 0,287$; $p > 0,28$; $n = 16$). Mit der Eiablagepräferenz sind die Parameter nur sehr schwach korreliert (C-Gehalt: $r_s = -0,431$; $p = 0,179$; N-Gehalt: $r_s = -0,392$; $p = 0,233$; C/N-Verhältnis: $r_s = 0,419$; $p = 0,199$; $n = 11$). Auch die absolute Zahl an Eigelegen je Platte ist nicht mit den Elementgehalten korreliert ($-0,295 < r_s < 0,354$; $p > 0,286$; $n = 11$).

Statistisch betrachtet sind die Schwefelgehalte der Pilze mit der Fraßpräferenz ($r_s = -0,331$; $p = 0,228$; $n = 15$), Gelegepräferenz ($r_s = 0,146$; $p = 0,688$; $n = 10$) und absoluter Gelegezahl ($r_s = 0,137$; $p = 0,705$; $n = 10$) ebenfalls nicht korreliert. Allerdings zeigt sich in Bezug auf die maximale Gelegezahl eine Auffälligkeit (Abb. 34). Die Daten der Pilze *Xerula pudens*, *Paxillus involutus*, *Agaricus xanthoderma*, *Cenococcum geophilum* und *Kueneromyces mutabilis* lassen eine Sättigungskurve vermuten, die beteiligten Pilzarten stehen jedoch in keiner Beziehung.

Tabelle 8. Gehalte von Kohlenstoff (C), Stickstoff (N) und Schwefel (S) in ausgesuchten Pilzstämmen, Angaben in % der Trockenmasse

Pilzstamm	N	C	S	C/N
<i>Hypholoma fasciculare</i> SR1198	2,93	42,8	0,14	14,61
<i>Piloderma croceum</i>	2,68	38,4	0,54	14
<i>Agaricus xanthoderma</i>	6,06	47,9	0,22	7,9
<i>Cenococcum geophilum</i>	2,56	37,9	0,42	15
<i>Suillus collinitus</i>	4,15	47,71	.	11,51
<i>Clitocybe phyllophila</i>	5,13	40,2	.	7,83
<i>Hohenbuehelia geogenia</i>	4,13	45,95	0,39	11,13
<i>Paxillus involutus</i>	4,5	49	0,17	10,89
<i>Tricholoma triste</i>	3,06	38,2	0,84	12
<i>Boletus erythropus</i>	4,05	41,07	.	10,14
<i>Kuehneromyces mutabilis</i>	5,88	40,7	0,65	7
<i>Suillus luteus</i>	3,87	44,4	0,5	11
<i>Xerula pudens</i>	2,71	40,1	0,11	14,8

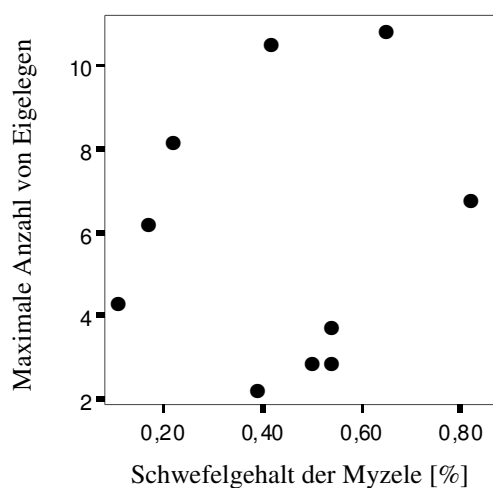


Abb. 34. Korrelation der maximalen Gelegeanzahl je Schale und dem Schwefelgehalt der jeweiligen Myzele in %

Insgesamt zeigen die Gelegepräferenz und die Gelegezahl eine hohe Variabilität innerhalb der einzelnen Pilzstämmen sowie innerhalb der einzelnen Gruppen. Die Unterschiede zwischen den morphologisch-physiologischen Gruppen sind gering. Nur bei Myzelien mit Kristallen ist die absolute Anzahl von Gelegen deutlich geringer. Pigmentierte Arten sind im Trend etwas attraktiver als Substrat für die Eiablage. Ein Unterschied zwischen Mykorrhizapilzen und Nicht-Mykorrhizapilzen ist nicht erkennbar, allerdings werden bei Betrachtung der Myzelstruktur Pilze, die Luftmyzel ausbilden, für die Eiablage bevorzugt. Die Fraßpräferenz

und die Präferenz für die Eiablage korrelieren miteinander, wobei es deutliche Ausnahmen gibt. Fraßpräferenz und absolute Gelegeanzahl sind hingegen nur bei Berücksichtigung des Agars als zusätzlichem Faktor korreliert. Dies wird in Kapitel 4.3.2 näher diskutiert. Zwischen dem Gehalt an den Elementen Kohlenstoff, Stickstoff und Schwefel und dem Fraß- und Eiablageverhalten der Collembolen konnten keine Zusammenhänge gefunden werden. Wesentliche statistische Aussagen zum Einfluss der untersuchten Parameter sowie der Zusammenhänge zwischen den einzelnen Faktoren sind in Tabelle 18 und Tabelle 19 (Anhang) zusammengefasst.

3.5 Pilzwachstum und der Einfluss der Collembolen

Nach der Betrachtung des Einflusses unterschiedlicher Pilzeigenschaften auf das Verhalten der Collembolen wird im Folgenden der Einfluss der Collembolen auf das Pilzverhalten untersucht. Dafür wird zuerst das unbeeinflusste Myzelwachstum, die Wirkung des Fraßdruckes auf die einzelnen Myzele in den einfachen Auswahlexperimenten und das Wachstum der Pilze unter Konkurrenz in den dreifachen Auswahlexperimenten betrachtet. Danach werden beide Einflüsse, die Wirkung der Collembolen und die der Konkurrenz zwischen den Pilzarten, kombiniert untersucht, um mögliche Einflüsse der Collembolen auf die Konkurrenzsituation zu erhalten (siehe Kapitel 1.2, Frage 4). Bei den Betrachtungen wird vor allem zwischen den morphologisch-physiologischen Gruppen (kristallbildend, giftig und ohne besondere Merkmale) und den ökophysiologischen Gruppen (Mykorrhizapilze und Saprophyten) unterschieden, um einen möglichen Zusammenhang zwischen diesen Faktoren und dem Pilzwachstum zu erkennen.

3.5.1 Myzelwachstum auf dem Agar

Die einzelnen Pilzstämme verhielten sich sehr unterschiedlich auf dem künstlichen Nährmedium. Abb. 35 zeigt den Durchmesserzuwachs der Myzele der getesteten Pilze. Die Spanne des linearen Zuwachses an der jeweiligen Myzelfront liegt zwischen 2,25 und 0,25 mm/Tag.

Es sind keine signifikanten Unterschiede zwischen den morphologisch-physiologischen Gruppen zu erkennen (Pilze ohne besondere Merkmale x kristallbildend: $n = 12$ und 4 , $p = 0,262$; ohne besondere Merkmale x giftig: $n = 12$ und 6 ; $p = 0,682$; Kristalle x giftig: $n = 4$ und 6 , $p = 0,476$; Abb. 36). Die Daten lassen jedoch ein tendenziell langsames Wachstum der kristallbildenden Pilze vermuten. Auch wenn man die kristallbildenden und giftigen Pilze zusammenfasst und der Referenzgruppe ohne solche Merkmale gegenüberstellt, gibt es keine signifikanten Unterschiede ($n = 12$ und 10 ; $p = 0,346$).

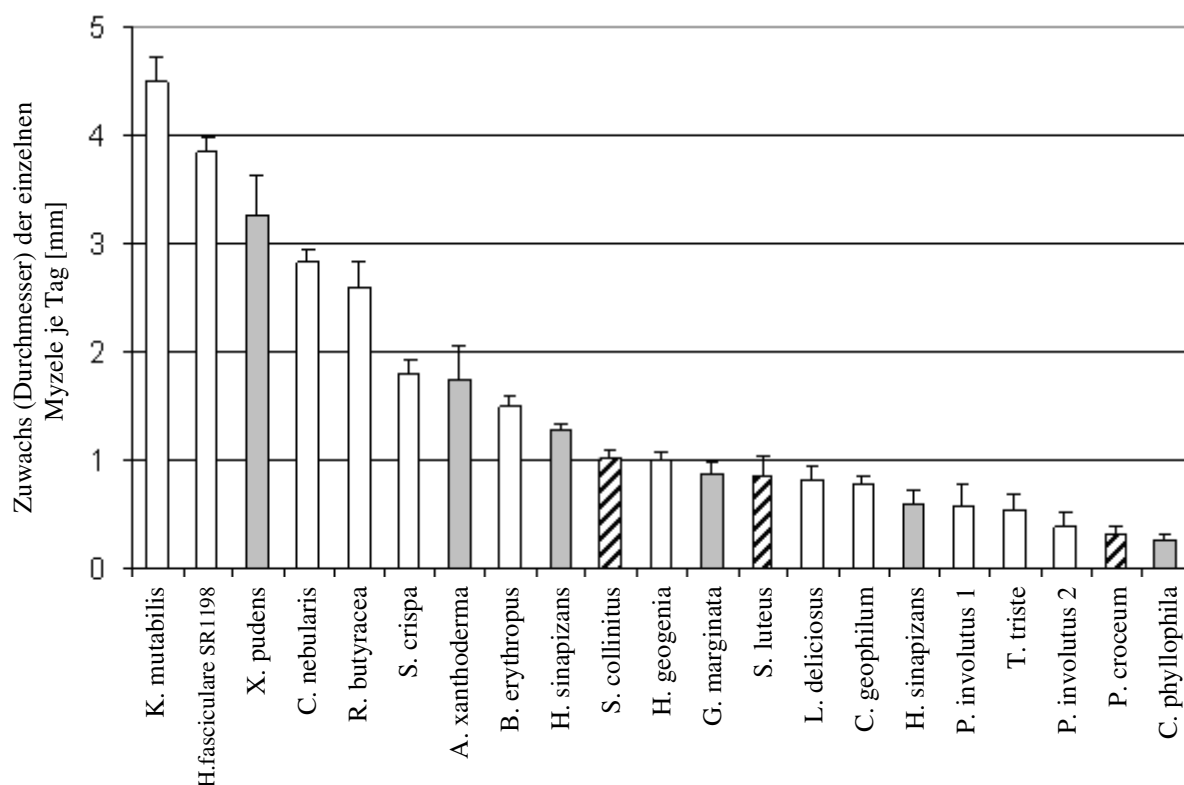


Abb. 35. Tageszuwachs des Durchmessers der Myzele einzeln auf MMNC ohne den Einfluss von Collembolen, weiß = ohne besondere Merkmale, schraffiert = kristallbildend, grau = giftig

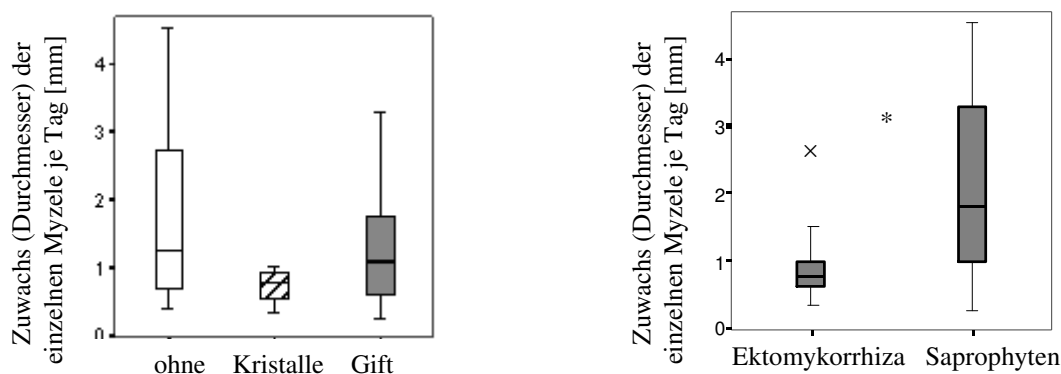


Abb. 36. Tageszunahme des Myzeldurchmessers in mm ohne Zugabe von Collembolen, Pilzarten in morphologisch-physiologische Gruppen zusammengefasst (links): weiß = ohne besondere Merkmale, schraffiert = kristallbildend, grau = giftig, Pilze in ökofunktionelle Gruppen zusammengefasst (rechts)

Der Unterschied zwischen der langsam wachsenden Gruppe der Ektomykorrhizapilze ($n = 13$) und den schneller wachsenden Saprophyten ($n = 9$; $p = 0,017$) ist allerdings sehr deutlich (Abb. 36). Dieser signifikante Unterschied bleibt auch bestehen, wenn giftige und kristallbildende Arten aufgrund der ungleichen Verteilung innerhalb beider Gruppen nicht berücksichtigt werden ($n = 7$ und 5 ; $p = 0,018$).

3.5.2 Einfluss der Collembolen auf das Myzelwachstum in Einzelversuchen

F. candida hatte auf das Wachstum der einzelnen Pilzarten einen unterschiedlichen Einfluss. Der Einfluss war größtenteils negativ im Vergleich zu den Kontrollen, wobei die Spanne von über 50% Verringerung des Wachstums (*Agaricus xanthoderma*, *Piloderma croceum*) bis zu keinem messbaren Einfluss reicht (Abb. 37). In wenigen Fällen wuchsen die Pilze in Anwesenheit der Collembolen auch schneller (*Suillus collinitus*, *Hohenbuehelia geogenia* und eine Testreihe von *Paxillus involutus*).

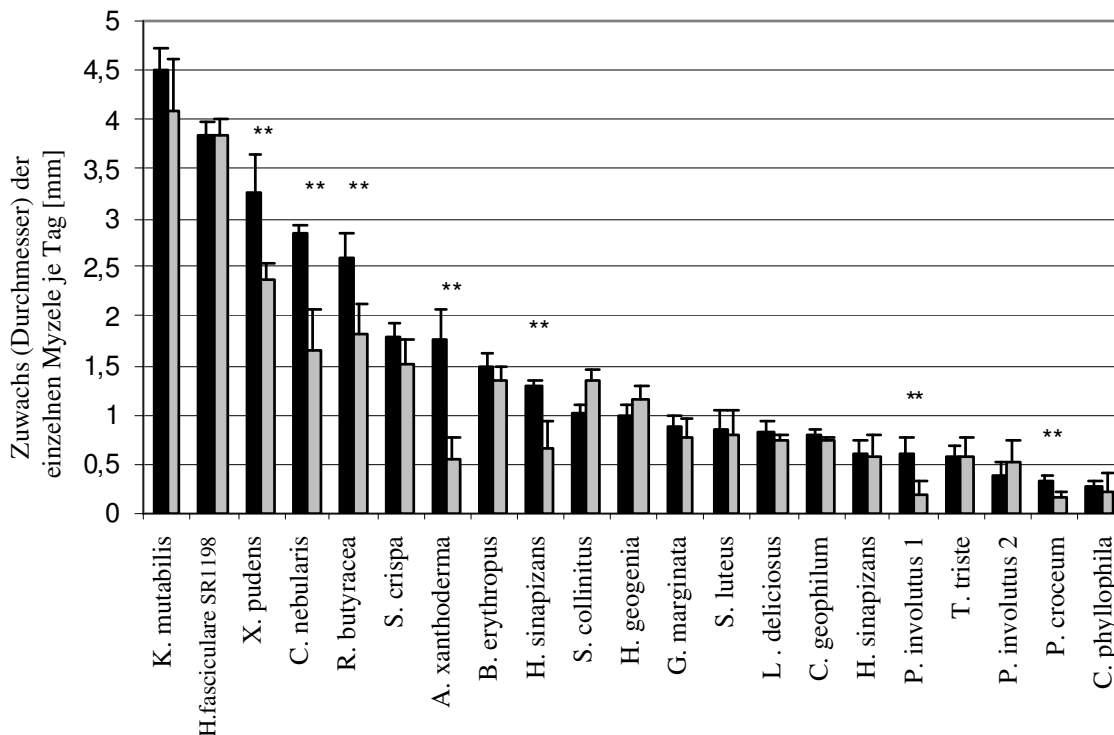


Abb. 37. Tageszuwächse der Myzeldurchmesser ohne und mit Einfluss der Collembolen (schwarz bzw. grau)

Der mittlere Tageszuwachs des Myzeldurchmessers verringerte sich durch den Einfluss der Collembolen von 1,5 auf 1,2 mm, wobei dieser Unterschied nicht signifikant ist ($n = 21$ und 21 ; $p = 0,43$). Die Streuung der Wachstumswerte nahm unter Fraßeinfluss leicht ab, die Standardabweichung verringerte sich von 1,22 auf 1,08 ($n = 21$). Gleichzeitig ist die Wachstumsdifferenz auf Grund des Fraßes und das ungestörte Wachstum korreliert ($n = 21$; $r_s = -0,503$; $p = 0,02$). Schnell wachsende Pilze reagierten demnach stärker auf den Fraßdruck als langsam wachsende.

Das ungestörte Myzelwachstum (Abb. 35) und die Fraßpräferenz (siehe Abb. 9, Kapitel 3.2.1) sind schwach korreliert ($n = 18$; $r_s = 0,467$; $p = 0,05$), Collembolen scheinen schneller wachsende Pilze leicht zu bevorzugen. Zwischen der Differenz des Wachstums nach der Zugabe von *F. candida* und der Fraßpräferenz (Anzahl der Collembolen auf dem Myzel) zeigte sich allerdings kein Zusammenhang ($n = 18$, $r_s = -0,028$, $p = 0,913$). Das heißt, dort wo mehr Collembolen fraßen, kam es nicht unbedingt zu einer stärkeren Hemmung des Wachstums.

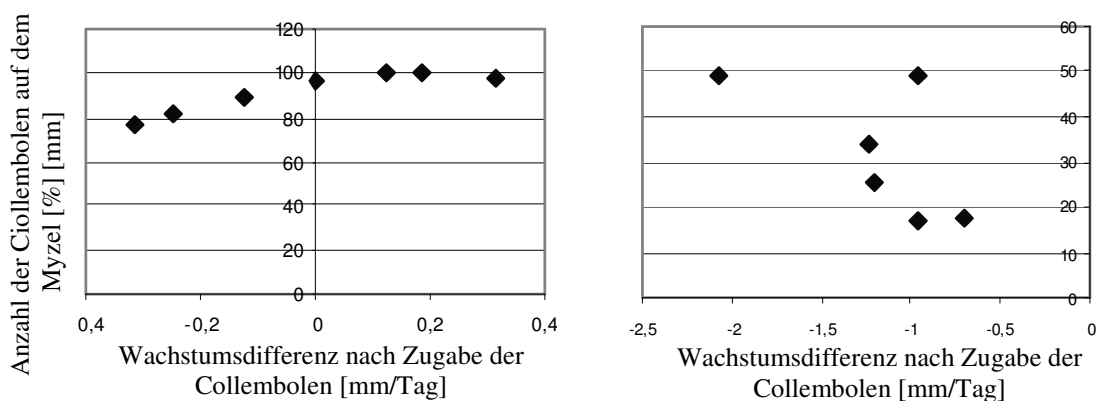


Abb. 38. Zusammenhang zwischen Fraßpräferenz und Einfluss der Collembolen auf das Wachstum von *Hypholoma fasciculare* (links) und *Clitocybe nebularis* (rechts)

Innerhalb einer Art gibt es bis auf eine Ausnahme (*Hypholoma fasciculare*, $n = 7$, $r_s = 0,919$; $p = 0,003$; Abb. 38) keine eindeutige Korrelation zwischen Wachstum und Anzahl der Collembolen auf dem Myzel. Allerdings ist dieses Beispiel wenig aussagekräftig, da die Veränderung im Wachstum insgesamt gering und sowohl negativ als auch positiv war, und die Anzahl der Tiere ebenfalls nicht stark variierte. Bei *Clitocybe nebularis* lassen die Daten den Trend erkennen, dass eine steigende Zahl von Collembolen eine Abnahme des Wachstums bewirkt ($n = 6$, $r_s = 0,626$, $p = 0,182$; Abb. 38).

3.5.3 Weitere Zusammenhänge zwischen Eigenschaften der Pilze und deren Reaktion auf Fraßdruck

Um zu untersuchen, ob Pilzarten mit bestimmten morphologisch-physiologischen Eigenschaften auf die Collembolen unterschiedlich reagieren, werden im Folgenden die entsprechenden Gruppen separat betrachtet und miteinander verglichen. Nach Zugabe der Collembolen sind die Unterschiede im Zuwachs zwischen Pilzen mit Kristallen, Giften und ohne solche Eigenschaften nicht signifikant (Abb. 39). Die Unterschiede werden im Trend geringer, wie der Vergleich mit dem ungestörten Wachstum zeigt (Abb. 36). Die Daten lassen vermuten, dass Pilze ohne besondere Merkmale und giftige Pilze eher durch Collembolen gehemmt werden als die ohnehin schon langsam wachsenden kristallbildenden Pilze (Abb. 40).

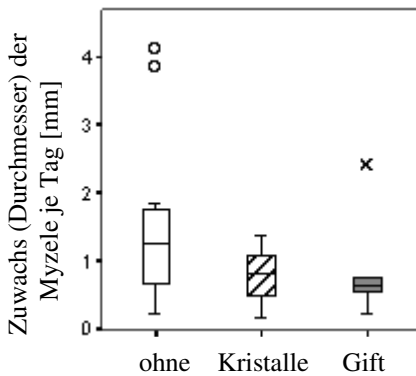


Abb. 39. Tageszuwachs des Myzeldurchmessers in mm unter Einfluss von Collembolen, Pilzarten in Gruppen zusammengefasst: weiß = ohne besondere Merkmale, schraffiert = kristallbildend, grau = giftig

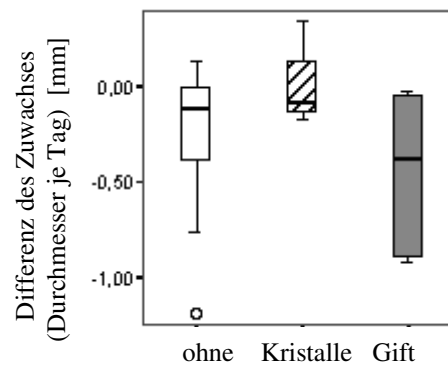


Abb. 40. Absolute Differenzen zwischen dem Durchmesserzuwachs/Tag ohne und mit Einfluss von Collembolen

Der Unterschied zwischen ECM und den schneller wachsenden Saprophyten ist durch die Collembolen im Vergleich zum unbeeinflussten Wachstum (siehe Abb. 36) geringer geworden (Abb. 41) und nicht mehr signifikant ($n = 12$ und 9 ; $p = 0,69$). Wenn nur die Pilze ohne Kristalle und Gifte betrachtet werden, ist der Unterschied allerdings deutlich ($n = 7$ und 5 ; $p = 0,028$). Besser zu erkennen ist dieses Phänomen beim Vergleich der Differenz im Myzelwachstum in Abhängigkeit von den Collembolen. Der Einfluss der Collembolen ist bei den Saprophyten ($n = 9$) tendenziell größer als bei den Mykorrhizapilzen ($n = 12$, $p = 0,24$; Abb. 42), wodurch der Wachstumsunterschied zwischen beiden Gruppen nicht mehr signifikant ist. Dieser Unterschied fällt bei Nichtberücksichtigung der kristallbildenden und giftigen Pilze geringer aus ($n = 7$ und 5 , $p = 0,639$).

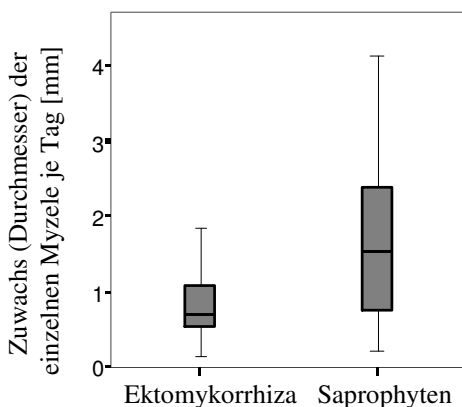


Abb. 41. Tageszunahme des Myzeldurchmessers in mm unter Einfluss von Collembolen, Pilze nach ökofunktionellen Gruppen zusammengefasst

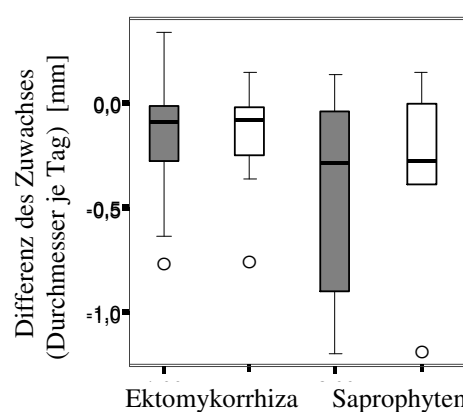


Abb. 42. Absolute Differenzen zwischen dem Durchmesserzuwachs/Tag durch den Einfluss von Collembolen, grau: alle Pilze berücksichtigt, weiß: nur Pilze ohne Kristalle und Gifte berücksichtigt

3.5.4 Wechselwirkungen zwischen den Pilzen

Um die Auswirkung des Fraßdruckes durch Collembolen auf eine Pilzzönose abschätzen zu können, müssen zunächst die Wechselwirkungen zwischen den Pilzen ohne den Einfluss der Collembolen untersucht werden. Dies erfolgte mit den ungestörten Parallelen der dreifachen Auswahlversuche, in denen drei Pilzstämme miteinander in Konkurrenz traten. Das Wachstum unter Konkurrenz kann mit dem alleinigen ungestörten Wachstum aus den einfachen Auswahlversuchen verglichen werden.

Grundsätzlich verringerte sich das Wachstum unter Konkurrenz im Vergleich zum ungestörten Wachstum (Abb. 43), wobei der Einfluss der Konkurrenz von Pilz zu Pilz sehr verschieden war. Eine Ausnahme bildete *H. geogenia* mit leicht stärkerem Wachstum. Die Wachstumsgeschwindigkeiten der einzelnen Pilzarten näherten sich unter dem Einfluss der Konkurrenz im Vergleich zum Wachstum ohne Konkurrenz etwas an, die Standardabweichung der Wachstumsgeschwindigkeiten aller Pilzarten sank von 1,22 auf 0,71. Das ungestörte Wachstum und die resultierende Differenz unter Konkurrenz sind deutlich korreliert ($n = 17$, $r_s = -0,618$, $p = 0,003$), Pilze mit dem stärksten ungestörten Wachstum erfuhren unter Konkurrenz die stärkste Wachstumsminde- rung. Abb. 44 zeigt das Wachstum der Pilze in den jeweiligen Konkurrenzsituationen.

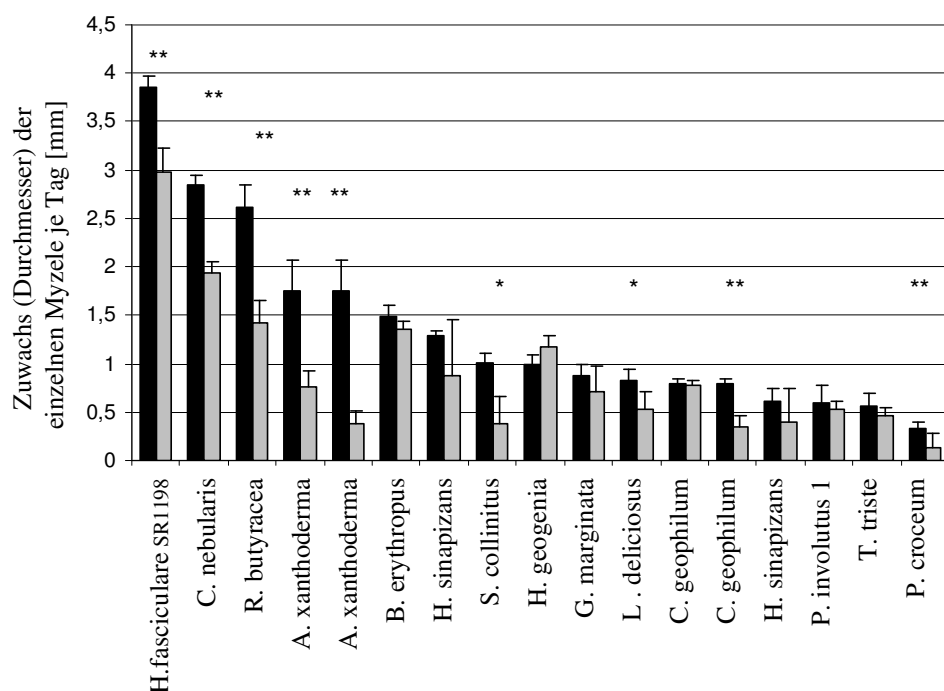


Abb. 43. Durchmesserzuwachs je Tag im einfachen Auswahlversuch ohne Collembolen (schwarz) und dreifachen Auswahlversuch ohne Collembolen (grau)

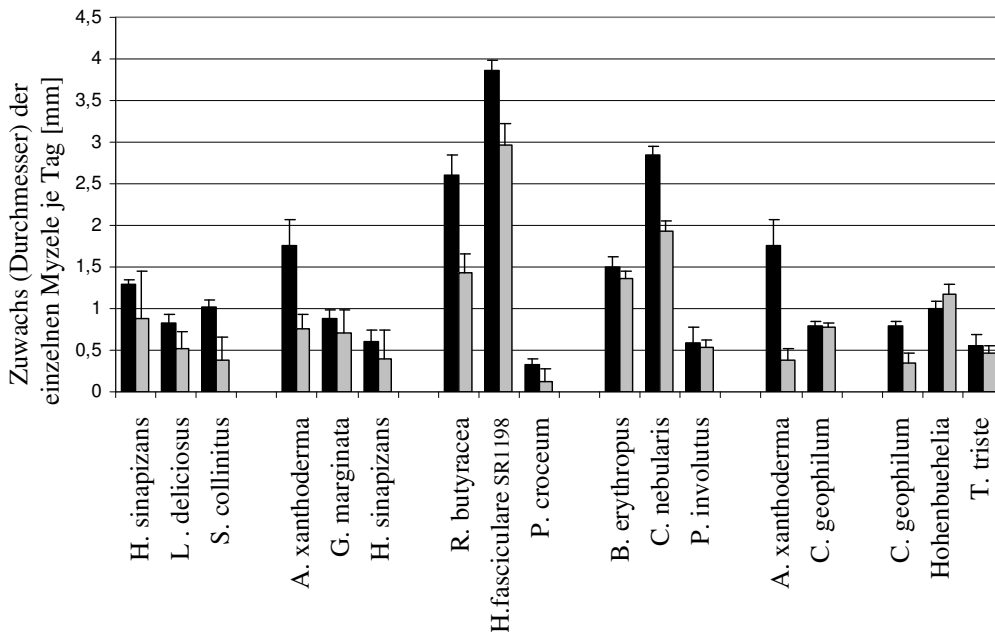


Abb. 44. Durchmesserzuwachs je Tag im einfachen Auswahlversuch ohne Collembolen (schwarz) und dreifachen Auswahlversuch ohne Collembolen (grau) gruppiert nach den verschiedenen Ansätzen

Es zeichnet sich ab, dass ähnlich wie nach Zugabe von Collembolen, Nicht-Mykorrhizapilze (z.B. *Agaricus xanthoderma*, *Hypholoma fasciculare*, *Rhodocollybia butyracea*, *Clitocybe nebularis*) eine stärkere Abnahme im Wachstum unter Konkurrenz zeigen als Mykorrhizapilze. Da jedoch die Anzahl von getesteten Kombinationen gering war und die Wachstumsveränderung nicht nur von der Konkurrenz allgemein sondern speziell von der jeweils anderen Art abhängen kann, ist eine Verallgemeinerung oder statistische Auswertung in diesen Fall unangemessen.

Neben dem Einfluss der Collembolen auf das Wachstum der Pilze und einer generellen Konkurrenz zwischen den Myzelen konnte in einigen untersuchten Kombinationen eine direkte gegenseitige Wechselwirkung zwischen einzelnen Myzelen beobachtet werden. Die eindeutig beobachtbaren direkten Interaktionen zwischen verschiedenen Pilzmyzelen sind in Tabelle 9 zusammengefasst. Einige Arten, wie z.B. *Hohenbuehelia geogenia* oder *Agaricus xanthoderma*, wirkten hemmend auf andere Myzele. Sie selbst wuchsen ungestört, während der andere Pilz langsamer oder gar nicht entgegen wuchs und es teilweise zu deutlichen Einbuchtungen des Myzels kam. Die Grenze zum gegenseitigen Blockieren wart dabei teilweise fließend. Einige Pilze, z.B. *Hypholoma fasciculare*, überwuchsen andere Myzele. Betrachtet man nur die Kombinationen zwischen einem Ektomykorrhizapilz und einem Nicht-Mykorrhizapilz, war letzterer in vier von fünf Fällen dominant, indem er den Mykorrhizapilz hemmte oder überwuchs.

Tabelle 9. Eindeutige direkte Interaktionen zwischen verschiedenen Pilzarten. Pilzmyzele wachsen ineinander (I), Myzel überwächst anderes Myzel (Ü), Myzel wird von anderem Myzel überwachsen (ü), Myzel hemmt das Wachstum eines anderen Myzels stark/schwach (H+/-), Myzel wird durch anders Myzel stark/schwach gehemmt (h+/-), Myzele blockieren sich gegenseitig, teilweise mit Hofbildung (B), keine sichtbare Wechselwirkung (0) linke Spalte: agierend, obere Zeile: reagierend, Artnamen: *Suillus spec.*, *Hohenbuehelia geogenia*, *Agaricus xanthoderma*, *Hebeloma sinapizans*, *Galerina marginata*, *Paxillus involutus*, *Hypholoma fasciculare*, *Tricholoma triste*, *Rhodocollybia butyracea*, *Cenococcum geophilum*, *Lactarius deliciosus*, *Boletus erythropus*, *Clitocybe nebularis*, *Piloderma croceum*

passiv	Suispec	Hohenb	AgXan	HebSin	GalMar	PaxInv	HyFas	TriTris	RhoBut	CenGeo	LacDel	BolEry	CliNeb	PilCro
aktiv	Suispec	Hohenb	AgXan	HebSin	GalMar	PaxInv	HyFas	TriTris	RhoBut	CenGeo	LacDel	BolEry	CliNeb	PilCro
Suispec				ÜI	h-						Ü			I
Hohenb					H			I		H				
AgXan				H	I					I				
HebSin	üI		h		0			H-			0			
GalMar	H-	h-	I	0					B					
PaxInv												0	H	
HyFas									Ü					U
TriTris		I		h-						0	I			
RhoBut					B		ü							0
CenGeo		h	I					0						
LacDel	Ü			0				I						
BolEry						0							B	
CliNeb						h						B		
PilCro	I						ü		0					

3.5.5 Kombination von Konkurrenz und Fraßdruck

Um weitere Abhängigkeiten zwischen Pilzwachstum und Collembolen zu betrachten, wurden beide Einflussgrößen, Konkurrenz und Fraßdruck, kombiniert. Dadurch wurde untersucht, ob der Fraßdruck neben dem Einfluss auf das einzelne Myzelwachstum auch Einfluss auf die Konkurrenzstärke einzelner Pilze ausübt.

In Abb. 45 sind folgende Bedingungen dargestellt: das ungestörte Wachstum der Pilze einzeln ohne Collembolen, das Wachstum unter Konkurrenz in Dreiergruppen ohne Collembolen und das Wachstum in Kombination von Konkurrenz und Einfluss der Collembolen. Bei der Mehrheit der Pilze wirkte sich die Kombination aus Konkurrenzeffekt und Fraßdruck negativ auf das Myzelwachstum aus, z.B. bei *Hypholoma fasciculare*, *Clitocybe nebularis*, *Cenococcum geophilum* und *Boletus erythropus*. Es ist deutlich zu erkennen, dass einige Pilzarten nach Zugabe von *F. candida* ein etwas besseres Wachstum erzielten als ohne (*Suillus collinitus*, *Hebeloma sinapizans* in Ansatz 2, *Rhodocollybia butyracea* und *Piloderma*

croceum). Allerdings ist dieser Unterschied nur bei *R. butyracea* signifikant. Es ist auch erkennbar, dass sich die Pilze in Abhängigkeit der Konkurrenten unterschiedlich verhalten können. In einem Ansatz hatten die Collembolen einen negativen Einfluss auf *Hebeloma sinapizans* (Ansatz 1, Abb. 45) und *Agaricus xanthoderma* (Ansatz 2), in einem anderen einen positiven (Ansatz 2 und 5).

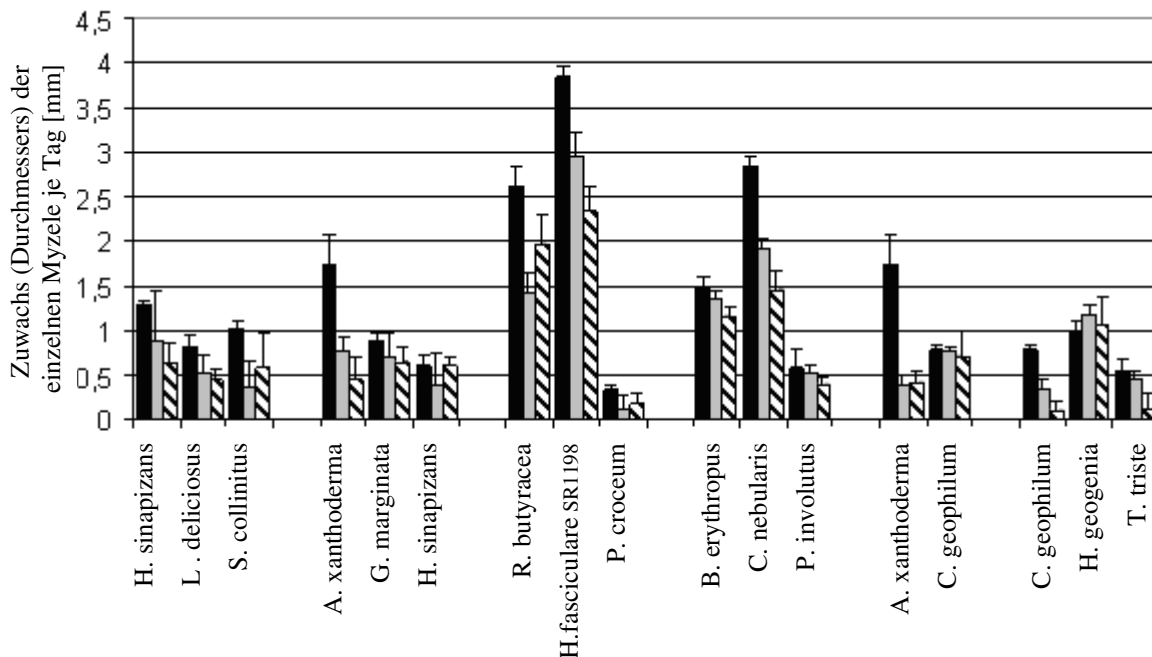


Abb. 45. Durchmesserzuwachs je Tag im dreifachen Auswahlversuch ohne Collembolen (grau) und mit Collembolen (schraffiert) gruppiert nach den verschiedenen Ansätzen. Zum Vergleich ist der Durchmesserzuwachs aus den einfachen Auswahllexperimenten ohne Collembolen angeführt (schwarz)

Nach Zugabe der Collembolen verringerte sich der Unterschied im Wachstums zwischen den Myzelen nochmals leicht, die Standardabweichung sank von 0,71 auf 0,63. Bei einigen Kombinationen ist dieser Ausgleich sehr deutlich zu erkennen. *Rhodocollybia butyracea* näherte sich durch ein leicht verstärktes Wachstum nach Collembolenzugabe der weiter gesunkenen Wachstumsgeschwindigkeit von *Hypholoma fasciculare* an (Ansatz 3) und *Clitocybe nebularis* sank auf das Niveau von *Boletus erythropus* (Ansatz 4).

Auch bei den Ansätzen mit drei Pilzen je Platte gab es wie schon bei den einfachen Auswahlversuchen (Kapitel 3.5.2) bis auf eine Ausnahme (*Boletus erythropus*, $n = 6$, $r_s = 0,823$, $p = 0,044$; Korrelation maßgeblich durch einen Ausreißer bestimmt) keine signifikante Korrelation innerhalb einer Art zwischen der Anzahl der Collembolen auf dem Myzel und dessen Reaktion im Wachstum. Die Daten von *Hypholoma fasciculare* und *Agaricus xanthoderma* lassen vermuten, dass beide Parameter im Trend negativ korreliert sind ($n = 7$; $r_s = -0,661$, $p = 0,106$ und $n = 6$; $r_s = -0,688$; $p = 0,131$), mit zunehmendem Fraßdruck verlangsamt sich das Wachstum.

Eine generelle Aussage über den Einfluss von bestimmten Sekundärmetaboliten oder Hyphenauflagerungen auf die Konkurrenzstärke unter Fraßdruck lässt sich nicht treffen (siehe Kapitel 1.2., Frage 4). Zwar erlangen beide kristallbildende Pilze (*Suillus collinitus* und *Piloderma croceum*) einen Vorteil, der aber besonders bei letzterem sehr gering ist. Dies zeichnete sich bereits bei den einfachen Auswahlexperimenten ab (Abb. 45). Die giftproduzierenden Pilze hatten in den untersuchten Kombinationen bis auf einen Fall (*Hypholoma fasciculare* in einem Ansatz) durch die Zugabe von Collembolen eher Nachteile im Vergleich zu den Konkurrenten. Allerdings sind *Agaricus xanthoderma* und *Hypholoma fasciculare* sehr schnell wachsende Pilze, die generell eher anfällig für Konkurrenz und Fraßdruck waren (siehe Kapitel 3.5.2 und 3.5.4), was in diesem Fall wahrscheinlich ausschlaggebend ist (Kapitel 4.4).

Die Beobachtungen des Myzelwachstums in den Petrischalen zeigten insgesamt, dass die Pilzarten sehr unterschiedliche Wachstumsgeschwindigkeiten auf dem Agar erzielten. Dabei war die Streuung der Werte innerhalb einer Art zwar sehr gering, innerhalb der einzelnen untersuchten Gruppen gab es jedoch eine große Bandbreite. Kristallbildende Arten sowie Arten mit giftigen Inhaltsstoffen unterschieden sich nicht von der Referenzgruppe. Ektomykorrhizapilze zeigten jedoch ein deutlich langsames Wachstum als die saprotrophen Pilzarten. Unter Konkurrenz bei drei Pilzarten je Schale verringerte sich das Wachstum bei vielen Pilzarten signifikant. Schnell wachsende Arten wurden dabei stärker gehemmt als langsam wachsende. Die untersuchten Nicht-Mykorrhizapilze wurden in Ihrem Wachstum deutlich stärker beeinflusst als Mykorrhizapilze. Dennoch waren Mykorrhizapilze in den meisten Fällen im direkten Vergleich konkurrenzstärker. Nach Zugabe von Collembolen zu einzelnen Myzelen verringerte sich das Myzelwachstum ebenfalls zum Teil signifikant. Bei schnell wachsenden Arten reduzierte sich das Wachstum stärker als bei langsam wachsenden Myzelien, wodurch es zu einer leichten Angleichung der Wachstumsgeschwindigkeiten kam. Zwar zeigten die Collembolen Präferenzen für schnell wachsende Arten, jedoch führte eine stärkere Präferenz nicht unbedingt zu einem stärkeren Rückgang des Myzelwachstums. Zwischen den kristallbildenden Pilzen, den Pilzen mit Abwehrstoffen sowie der Referenzgruppe sind die Unterschiede im Einfluss der Collembolen auf die Wachstumsgeschwindigkeit gering. Saprotrophe Pilze wurden jedoch im Trend etwas stärker gehemmt als Mykorrhizapilze. Bei der Kombination der Einflussfaktoren Konkurrenz und Fraßdruck kam es nochmals zu einer weiteren Angleichung der Wachstumsgeschwindigkeiten. In einigen Dreierkombinationen konnten ursprünglich konkurrenzschwächere Pilzarten Vorteile erzielen, da die ursprünglich konkurrenzstärkeren Arten stärker gehemmt wurden. Die Ausbildung von Hyphenauflagerungen oder der Gehalt an giftigen Sekundärmetaboliten schien für die entsprechenden Pilzarten keinen Konkurrenzvorteil unter Fraßdruck darzustellen.

3.6 Ergebnisse des Gewächshausexperiments

3.6.1 Aufgetretene Probleme

Im Verlauf des Experiments sind 39 von 150 Eichenpflanzen abgestorben. Wahrscheinlich kam es bei einigen Töpfen zum Ausspülen von Substrat am Boden der Töpfe, wodurch kein Kontakt mehr mit dem Gießwasser bestand und die Pflanzen dadurch vertrocknet sind. Diese Proben konnten für die Auswertung nicht verwendet werden. Es zeigte sich, dass mehrere Arten von Milben (Hornmilben und Raubmilben) und andere Collembolenarten in die Töpfe eingewandert sind. Des Weiteren wurden bei der Auswertung des Experiments in den meisten Töpfen Mykorrhizen gefunden, auch in solchen ohne Zugabe von Inokulum. Bei den gefundenen dunklen Mykorrhizen handelte es sich in allen näher untersuchten Fällen um die ursprünglich inokulierte Art *C. geophilum*. Bei den nicht pigmentierten Arten handelt es sich ebenfalls mit hoher Wahrscheinlichkeit um die inokulierte Art *B. erythropus*, wobei das Einwandern von Pilzen mit ähnlichen Morphotypen nicht ausgeschlossen werden kann. Aus diesen Gründen ist der ursprünglich geplante direkte Vergleich der unterschiedlichen Kombinationen nicht möglich. Stattdessen wurden alle Ansätze nach möglichen Korrelationen der einzelnen Parameter in Bezug auf die Fragestellungen (Kapitel 1.2, Fragen 1, 4 und 5) hin untersucht. Dafür wurden die zu untersuchenden Testparameter zuerst über den gesamten Probenumfang in Beziehung gesetzt und anschließend innerhalb der einzelnen Kombinationen separat betrachtet. Die Ergebnisse dieser Analyse sind in Tabelle 20 aufgelistet. Zunächst werden die Ergebnisse für die untersuchten Parameter für die einzelnen Kombinationen zur vollständigen Dokumentation aufgezeigt.

3.6.2 Beschreibung des Pflanzenwachstums

Das Pflanzenwachstum wurde durch die Sprosslänge, den Spross- und Wurzelhalsdurchmesser, die Anzahl von Wurzelspitzen sowie durch die Trockenmasse von Spross und Wurzel beschrieben. Es zeigte sich, dass die Gesamttrockenmasse sowie die Trockenmasse von Spross und Wurzel am besten geeignet sind, das Pflanzenwachstum zu repräsentieren, da die Korrelation zwischen Trockenmasse und den anderen Parametern stärker ist als zwischen Sproßlänge und Durchmesser der Pflanzen (Tabelle 10). Außerdem lassen sich oberirdische und unterirdische Trockenmassen am besten vergleichen. Des Weiteren wurde die prozentuale Wurzeltrockenmasse hinzugezogen, um ein eventuell vorrangiges Wachstum von Wurzel oder Sproß zu erfassen.

Im Mittel bestand die Gesamttrockenmasse zu 75 % aus der Wurzelmasse (Standardfehler 8,36, $n = 105$). Die Gesamttrockenmasse ist mit dem Wurzelanteil schwach korreliert, größere Pflanzen besitzen eine prozentual größere Wurzelmasse, die ihr Maximum bei 90 % erreichte. Bis auf wenige Ausnahmen konnten keine Unterschiede in den Wachstumsparametern der Eichenpflanzen zwischen den einzelnen Kombinationen festgestellt werden. Die Streuung innerhalb der Kombinationen ist sehr hoch (Abb. 57, Anhang).

Tabelle 10. Korrelationen zwischen Parametern für das Pflanzenwachstum (Korrelationskoeffizient, Signifikanzniveau und Stichprobenumfang)

untersuchte Parameter	Korrelation (r_s ; p ; n)
Trockenmasse Spross x Sprosslänge	0,805; 0,0; 110
Trockenmasse Spross x Sprossdurchmesser	0,551; 0,0; 108
Sprosslänge x Sprossdurchmesser	0,368; 0,0; 108
Trockenmasse Wurzel x Wurzelhalsdurchmesser	0,612; 0,0; 107
Trockenmasse Wurzel x Anzahl Wurzelspitzen	0,449; 0,0; 107
Wurzelhalsdurchmesser x Anzahl Wurzelspitzen	0,405; 0,0; 110
Trockenmasse Wurzel x Trockenmasse Spross	0,666; 0,0; 107
Trockenmasse Pflanze x Anteil der Wurzeltrockenmasse in Prozent	0,323; 0,001; 105

3.6.3 Auftreten von Bodenfauna

In einem Großteil der Töpfe konnten neben *Folsomia candida* andere Collembolenarten sowie Milben (Acari) gefunden werden. Die Arten wurden nicht näher bestimmt. Die Anzahl von Collembolen korreliert sehr stark mit der Gesamtindividuenzahl der Bodenfauna ($r = 0,979$, $n = 108$, $p < 0,001$), weshalb im Folgenden nur die Gesamtindividuenzahl in die Auswertung einbezogen wird.

Bis auf einige Ausnahmen unterschieden sich die Individuenzahlen nicht zwischen den einzelnen Ansätzen. Der sterile Ansatz hatte signifikant die geringste Zahl an Individuen und der Ansatz mit zugegebenen Mykorrhizapilzen und Collembolen (MyColl) die höchste (Abb. 46). Auch hier war die Streuung innerhalb der Kombinationen teilweise sehr stark. Im Mittel erreichten die Individuenzahlen Werte zwischen 100 und 150 Individuen je Topf. Bei einem Innendurchmesser von 4,9 cm entspricht das einer Individuendichte von 50000 bis 80000 je Quadratmeter. In einzelnen Fällen wurden über 400 Arthropoden je Topf gezählt, was einer Dichte von über 200000 je m^2 entspricht.

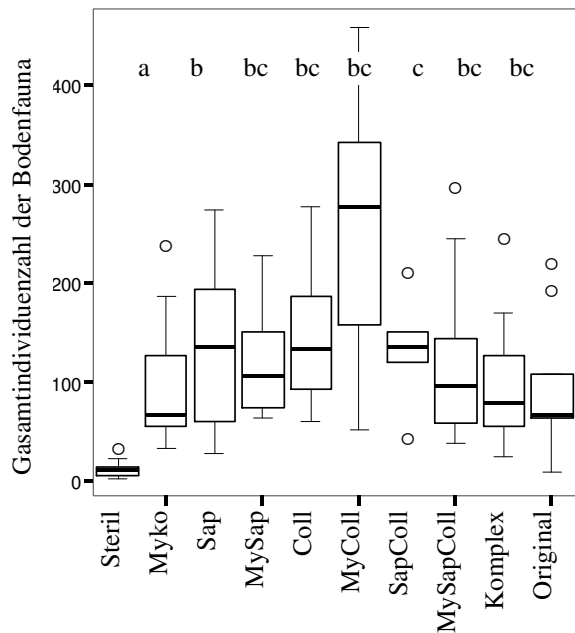


Abb. 46. Gesamtzahl der Bodenfauna in den einzelnen Kombinationen

3.6.4 Mykorrhizierung

Beim Ansetzen des Experiments wurden die Ektomykorrhizaarten *Cenococcum geophilum* und *Boletus erythropus* zu einigen Kombinationen zugegeben (siehe Kapitel 2.4.1, Tabelle 4). Beide Arten können mit *Q. rubra* Mykorrhizen bilden (Gebhardt, 2005) und wurden gewählt, da *C. geophilum* als Vertreter der dunkel pigmentierten Arten von den Collembolen als Nahrungsquelle stark bevorzugt wird (siehe Kapitel 3.2.1 und 3.2.3) und *Boletus erythropus* nur durchschnittlich häufig gefressen wird. Die unterschiedliche Präferenz und die leichte Unterscheidung beider Pilzarten sollte die Untersuchung des Einflusses der Collembolen auf die Pilzzönose vereinfachen.

C. geophilum konnte aufgrund des charakteristischen Sternparenchyms (Agerer und Rambold, 2004–2008; Wöllecke, 2001) in allen näher untersuchten dunklen Mykorrhizen identifiziert werden. Das Vorhandensein anderer dunkler Mykorrhizaarten kann jedoch nicht ausgeschlossen werden. Neben den dunklen Mykorrhizen wurden drei Morphotypen von nicht pigmentierten Mykorrhizen gefunden, deren Abgrenzung sich durch fließende Übergänge jedoch als sehr schwer erwies (Abb. 47 b-f). Wahrscheinlich handelt es sich um unterschiedliche Altersstufen des zugesetzten *B. erythropus*, der einem Morphotyp mit hoher Sicherheit zugeordnet werden konnte (Abb. 47 e,f). Dieser Typ ist gekennzeichnet durch unregelmäßige Verzweigung, sigmoide Verformungen der Spitzen, einen dichten nicht transparenten Mantel, der teilweise aufgrund von Lufteinschlüssen silbern glänzt und der Rhizomorphen ausbildet, sonst aber wenig abgehende Hyphen bildet. Die Rhizomorphen sind weiß bzw. hyalin und differenziert (Abb. 47e,f).

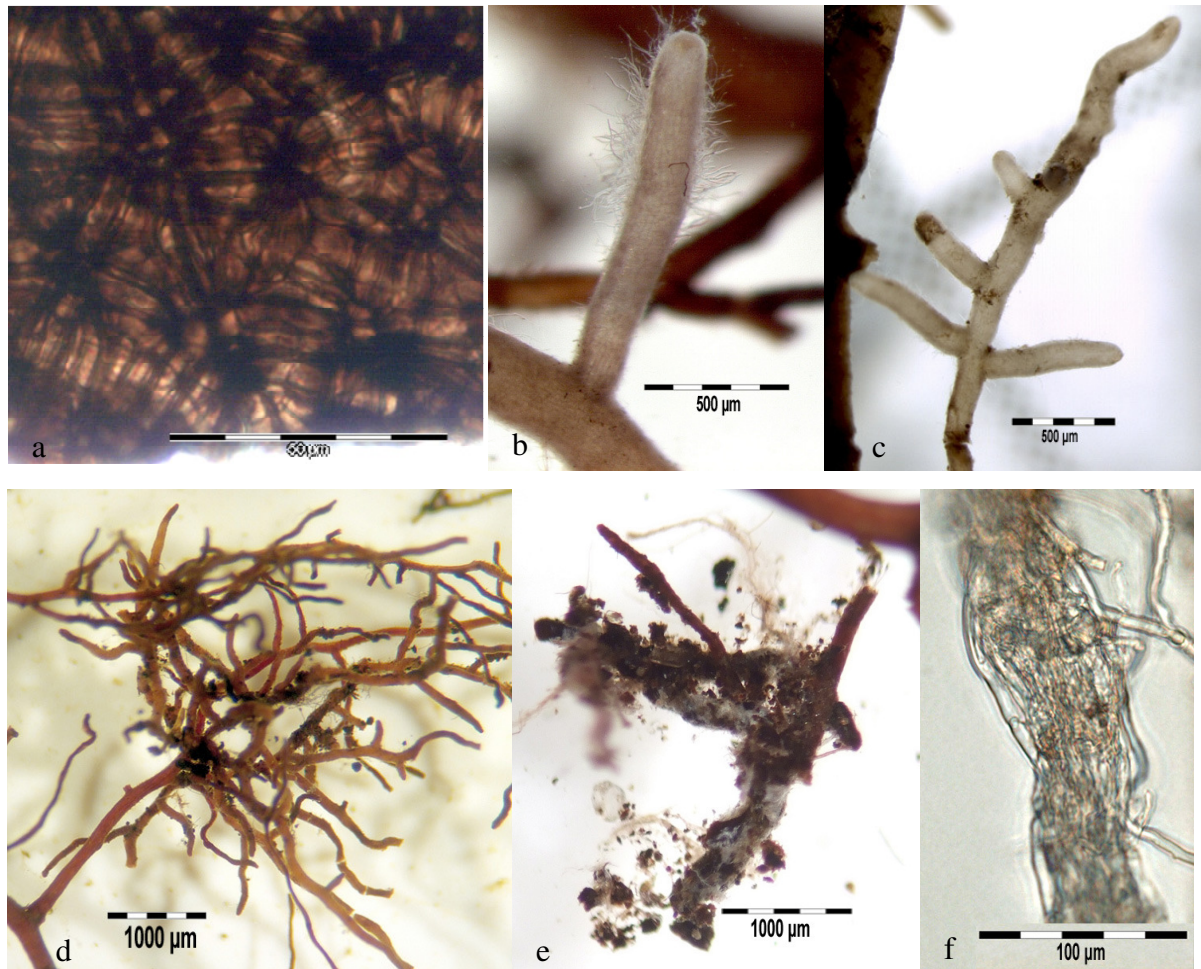


Abb. 47. a-f: Sternparenchym von *Cenococcum geophilum*. Beispiele für Mykorrhizen im Gewächshausexperiment, darunter *Boletus spec.* (e), Rhizomorphe von *Boletus spec.* (f)

Für die Fragestellung, ob Collembolen durch die unterschiedliche Nahrungspräferenz Einfluss auf die Artzusammensetzung haben (Kapitel 1.2, Frage 1 und 4), ist in diesem Experiment die Unterscheidung zwischen pigmentierten und nicht pigmentierten Mykorrhizen und deren Abundanzverhältnis sowie die generelle Abundanz von Mykorrhizen entscheidend (Kapitel 1.2, Frage 5), weswegen die nicht pigmentierten Mykorrhizen zusammengefasst und den dunklen Mykorrhizen gegenübergestellt wurden. In Abb. 48 ist die Gesamtzahl an mykorrhizierten Wurzelspitzen je Pflanze sowie der Mykorrhizierungsgrad und der prozentuale Anteil pigmentierter Mykorrhizen an der Gesamtmykorrhizazahl dargestellt.

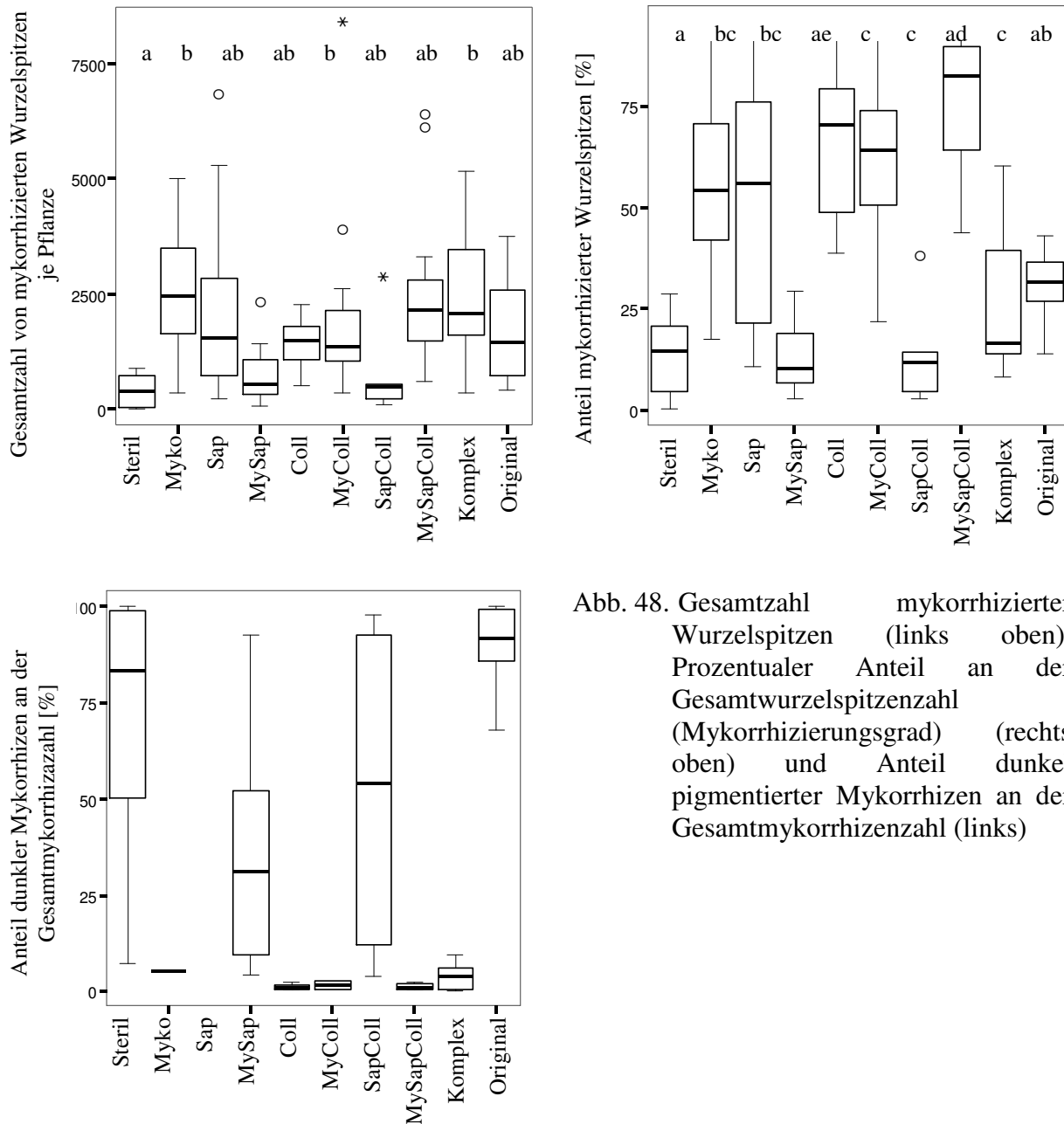


Abb. 48. Gesamtzahl mykorrhizierter Wurzelspitzen (links oben), Prozentualer Anteil an der Gesamtwurzelspitzenzahl (Mykorrhizierungsgrad) (rechts oben) und Anteil dunkel pigmentierter Mykorrhizen an der Gesamtmykorrhizenzahl (links)

Wie bereits in Kapitel 3.6.1 erwähnt, konnten in allen Kombinationen Mykorrhizen gefunden werden. Alle drei Parameter zeigten teilweise sehr starke Varianzen. Die Mykorrhizierungsrate steigt signifikant mit der absoluten Anzahl mykorrhizierter Wurzelspitzen ($r = 0,605$; $p < 0,01$; $n = 111$).

3.6.5 Gehalt an organischem Kohlenstoff

Um mögliche Auswirkungen der Organismen auf den Streuabbau zu untersuchen (Kapitel 1.2, Frage 5), wurde der Glühverlust und damit der Gehalt an organischem Kohlenstoff gemessen. Die Messergebnisse sind in Abb. 49 als Differenz zum ursprünglichen Kohlenstoffgehalt des Ausgangssubstrates von 23,3 % dargestellt. Mehrheitlich kam es zu einem leichten Verlust an organischer Substanz gegenüber dem Ausgangssubstrat, in zwei Fällen (Coll und Komplex) stieg der Anteil leicht.

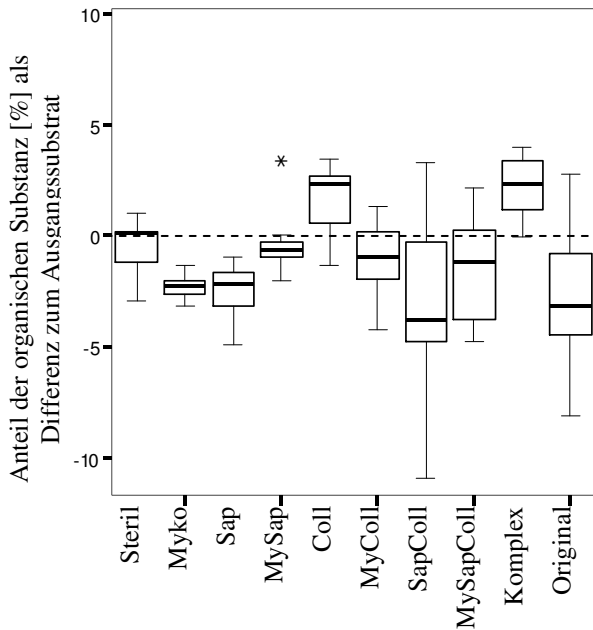


Abb. 49. Gehalt an organischem Kohlenstoff in Prozent als Differenz zum Ausgangssubstrat

3.6.6 Einfluss der Mykorrhizierung auf andere Parameter

Um den Einfluss der Wechselwirkung zwischen Collembolen und Bodenpilzen insbesondere Mykorrhizapilzen auf andere Parameter wie Pflanzenwachstum und Streuabbau zu untersuchen (siehe Kapitel 1.2, Frage 5), wird zunächst der Einfluss der Mykorrhizapilze auf das Pflanzenwachstum betrachtet. Werden alle Proben zusammengefasst, ist die absolute Anzahl von mykorrhizierten Wurzelspitzen signifikant positiv mit der Gesamttrockenmasse ($r_s = 0,372$; $p < 0,01$; $n = 111$, Tabelle 20) und der Wurzeltrockenmasse ($r_s = 0,391$; $p < 0,01$; $n = 111$) korreliert. Dieser positive Einfluss zeichnet sich signifikant oder zumindest im Trend auch bei den Kombinationen steril, Sap, MyColl, SapColl, MySapColl und Original ab. Der Zusammenhang zwischen Mykorrhizierung und Sprosstrockenmasse ist sehr gering und nicht signifikant ($r_s = 0,175$; $p = 0,072$; $n = 111$), was sich auch innerhalb der einzelnen Kombinationen widerspiegelt. Ausnahme ist hier die signifikant positiven Korrelationen in den Gruppen SapColl und MySapColl (Abb. 50).

Der Mykorrhizierungsgrad hatte insgesamt keinen nennenswerten Einfluss auf das Pflanzenwachstum. Allerdings trat in den Gruppen Sap, MyCol, SapCol und MySapColl (Abb. 50) eine teilweise signifikante positive Korrelation zwischen Mykorrhizierungsgrad und Pflanzenwachstumsparametern (Gesamt- und Wurzeltrockenmasse) auf.

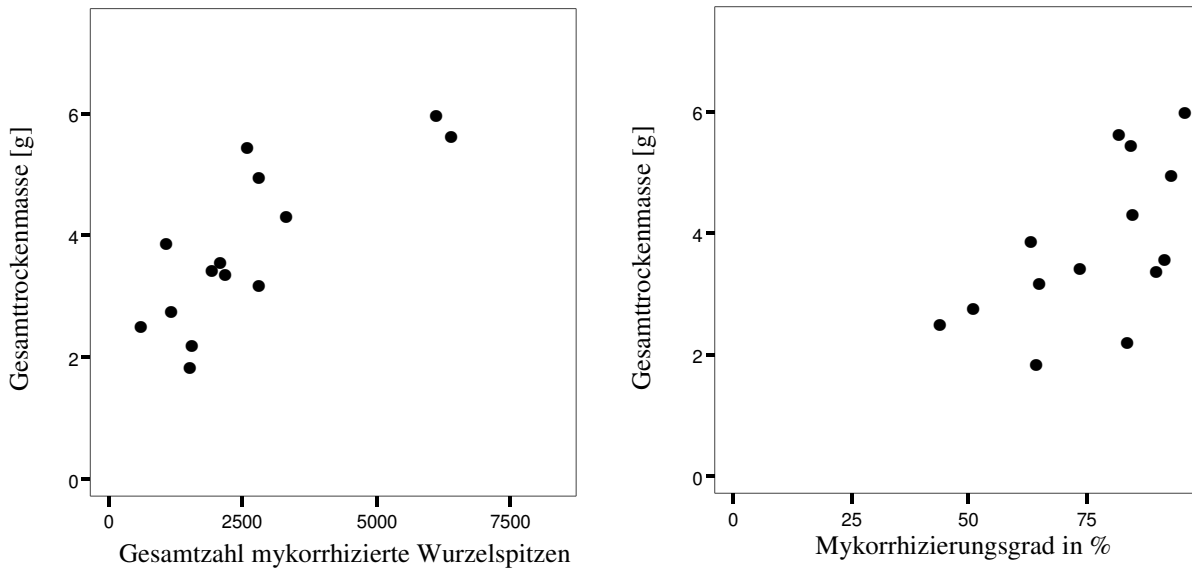


Abb. 50. Korrelation zwischen absoluter Anzahl von mykorrhizierten Wurzelspitzen (links) bzw. dem Mykorrhizierungsgrad (rechts) und der Gesamtrockenmasse der Pflanzen in der Kombination MySapCol

3.6.7 Einfluss der Bodenfauna auf andere Parameter

Eine mögliche Konsequenz der Wechselwirkung zwischen Bodenfauna und Mykorrhizapilzen ist die Veränderung der Mykorrhizierungsrate und der absoluten Anzahl mykorrhizierter Wurzelspitzen durch die Fraßaktivität der Collembolen. Zwischen der absoluten bzw. relativen Anzahl von mykorrhizierten Wurzelspitzen und der Bodenfauna ist kein genereller Zusammenhang erkennbar. In den Gruppen MySap, Coll, und MySapColl lassen die Daten jedoch einen negativen Zusammenhang vermuten (Tabelle 20).

Es zeichnet sich eine signifikant negative Korrelation zwischen Bodenfauna und dem Anteil dunkler Mykorrhizen ab (siehe Kapitel 1.2, Fragen 1 und 4), die sich auch innerhalb der Gruppen SapColl und MySapColl wiederfinden lässt. Bei einer großen Individuenzahl der Bodenfauna konnten weniger dunkel pigmentierte Mykorrhizen gefunden werden ($r_s = -0,371$; $p = 0,009$, $n = 49$). Die Zusammensetzung der saprotrophen Pilze konnte nicht untersucht werden.

Ein möglicher Einfluss der Bodenfauna auf das Pflanzenwachstum wird im Folgenden untersucht. Werden alle Pflanzen betrachtet, ist die Individuenzahl der Bodenfauna mit der Gesamt- und der Wurzelrockenmasse signifikant negativ korreliert ($r = -0,216$; $p = 0,025$, $n = 109$). In der Gruppe MyColl ist der negative Einfluss der Collembolen deutlicher ($r = -0,573$; $p = 0,041$, $n = 14$, Abb. 51). Auf das Sprosswachstum scheint die Bodenfauna keinen Einfluss auszuüben.

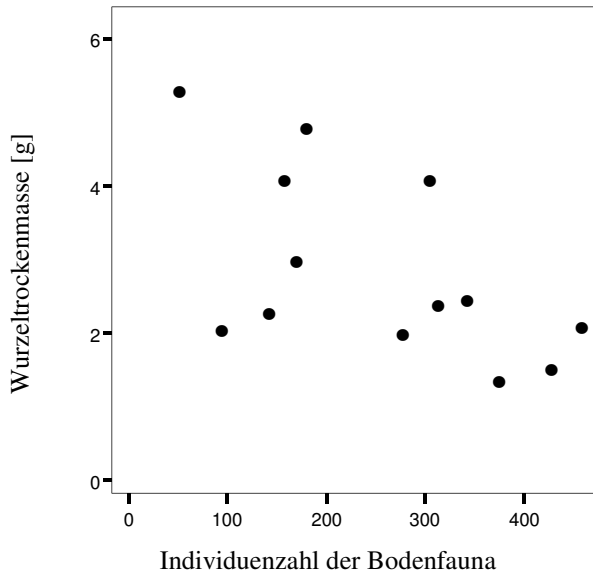


Abb. 51. Zusammenhang zwischen Gesamtindividuenzahl der Bodenfauna und der Wurzeltrockenmasse innerhalb der Gruppe MyCol

3.6.8 Beeinflussung des Streuabbaus durch andere Parameter

Es zeigten sich teilweise deutliche Unterschiede im Anteil von organischem Kohlenstoff zwischen den einzelnen Kombinationen. Meist kam es zu einer Abnahme des Anteils im Vergleich zum Ausgangssubstrat. Keiner der untersuchten Parameter (Pflanzenwachstum, Mykorrhizapilze, Bodenfauna) hatte jedoch einen messbaren Einfluss auf den Abbau der organischen Substanz (siehe Kapitel 1.2, Frage 5). Nur in der Gruppe mit unbehandeltem Substrat (Original) ist der Anteil an organischem Kohlenstoff signifikant negativ mit der absoluten mykorrhizierten Wurzelspitzenzahl korreliert (Abb. 52). In den Gruppen Steril und MySap zeichnet sich eine negative Korrelation mit der Bodenfauna ab.

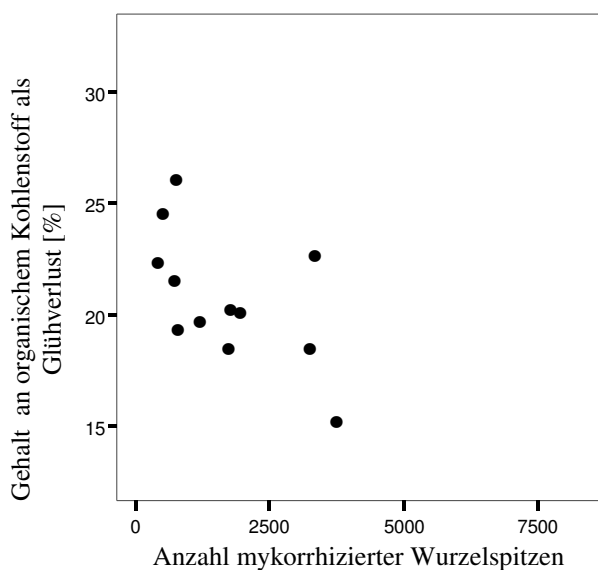


Abb. 52. Zusammenhang zwischen Gehalt an organischem Kohlenstoff und der absoluten Anzahl mykorrhizierter Wurzelspitzen in der Gruppe Original

Insgesamt ergaben die Untersuchungen zum Pflanzenwachstum im Gewächshausexperiment kaum Unterschiede zwischen den einzelnen Kombinationen, was wahrscheinlich in der ungewollten Mykorrhizierung und der Einwanderung von Artropoden in Kontrollansätzen begründet ist. Die zur Inokulation verwendeten Mykorrhizapilze bildeten erfolgreich Mykorrhizen. Die Gesamtzahl mykorrhizierte Wurzelspitzen je Pflanze unterschied sich zwischen den verschiedenen Ansätzen nicht signifikant, die Mykorrhizierungsrate und der Anteil von dunklen Mykorrhizen zeigten hingegen deutliche Unterschiede zwischen den einzelnen Kombinationen. Die absolute Anzahl der mykorrhizierten Wurzeln war mit der Wurzelmasse, nicht aber mit der Sprossmasse korreliert. Zwischen dem Mykorrhizierungsgrad und dem Pflanzenwachstum bestand in einigen Ansätzen eine positive Korrelation. Die Individuendichte der Bodenfauna zeigte mehrheitlich keine deutlichen Unterschiede zwischen den einzelnen Ansätzen. Die Bodenfauna hatte weder auf die absolute Zahl mykorrhizierter Wurzelspitzen noch auf die Mykorrhizierungsrate einen erkennbaren Einfluss. In Ausnahmen deutet sich ein negativer Einfluss an. Allerdings sind die Individuenzahl und der Anteil dunkler Mykorrhizen negativ korreliert. Des Weiteren bestand zwischen den Bodenarthropoden und dem Pflanzenwachstum ein negativer Zusammenhang. Der Gehalt an organischem Kohlenstoff sank in den meisten Fällen, was jedoch mit keinem anderen Parameter in Verbindung gebracht werden konnte.

4. Diskussion

An Hand mehrstufiger Laborexperimente sowie darauf aufbauenden Topfexperimenten im Gewächshaus wurde der Einfluss physiologischer Merkmale von Pilzmyzelen auf das Fraßverhalten von *Folsomia candida*, sowie der Einfluss der Collembolen auf das Pilzwachstum untersucht. Im Folgenden werden die aus den vorliegenden Versuchen gewonnenen Ergebnisse interpretiert und im Anschluss mit früheren Untersuchungen anderer Autoren verglichen. Zuerst wird der Einfluss von bestimmten Pilzeigenschaften, insbesondere von physiologisch-morphologischen Besonderheiten (Kapitel 2.2.2), auf das Verhalten der Collembolen in den Laborexperimenten betrachtet. Anschließend wird der umgekehrte Einfluss der Collembolen auf das Pilzwachstum untersucht und gegebenenfalls Parallelen zu den Gewächshausexperimenten aufgeführt. Im Weiteren werden die Ergebnisse aus den komplexeren Gewächshausversuchen analysiert. Im letzten Teil werden die Bedeutung der gewonnenen Erkenntnisse für natürliche Systeme, mögliche ökologische Konsequenzen und Zusammenhänge diskutiert.

4.1 Vor- und Nachteile der verwendeten Methoden

Laborversuch

Die in dieser Arbeit durchgeführten Fraßversuche mit aktiv wachsenden Myzelen auf Agar über mehrere Tage boten zahlreiche Optionen, aber auch einige methodische Einschränkungen.

In den Versuchen konnte gleichzeitig der Einfluss der Pilze auf das Verhalten der Collembolen und die umgekehrte Wirkung des Fraßdruckes auf das Pilzwachstum untersucht werden. Gerade letzteres wurde in früheren Versuchen nur sehr selten betrachtet und ist bei der Verwendung von Agarblöcken oder der Verfütterung von reinem Myzel nicht möglich.

Modifizierter Melin-Norkrans-Nähragar ist ein Standardmedium, auf dem zahlreiche Pilzarten, Saprophyten und zahlreiche Ektomykorrhizapilze wachsen können. Trotzdem bleibt die Auswahl an Pilzarten eingeschränkt, da insbesondere Mykorrhizapilze ohne Pflanzenpartner nicht oder nur sehr eingeschränkt kultivierbar sind (z.B. die meisten *Russula* Arten) oder nur sehr langsam (*Amanita spec.*) auf dem Agar wachsen. Für eine Übertragung der Ergebnisse auf natürliche Systeme ist die Verwendung natürlicher Substrate vorteilhaft. Für die Untersuchung der Einflüsse bestimmter pilzlicher Eigenschaften auf das Verhalten der Collembolen, eine Hauptfragestellung dieser Arbeit, ist eine möglichst einfache Versuchsanordnung notwendig und die Verwendung eines Standardsubstrates von Vorteil, um andere Einflüsse auszuschließen.

Durch die Verwendung von Agar sind die Myzelgrenzen eindeutig erkennbar, was die Beobachtung des Wachstums vereinfachte. Auch die Beobachtung der Collembolen und der Eigelege war auf dem Agar viel einfacher durchzuführen. Außerdem kam es durch das kontinuierliche Wachstum nie zu einem Nahrungsmangel und die Myzele waren stets

physiologisch aktiv, was natürlichen Bedingungen sehr nahe kommt. Dies ist bei Verfütterung von reinem Myzel nicht gegeben. Eine längere Versuchsdauer erschien notwendig, um mögliche Veränderungen im Verhalten der Collembolen zu erfassen.

Ein Nachteil der Verwendung von Agar ist die Anfälligkeit für Kontaminationen, die die Collembolen mit sich bringen. Hier ist die Verwendung von reinem Myzel oder Agarblöcken im Vorteil. Auch die lange Versuchsdauer verstärkte das Problem von Kontaminationen.

Die Verwendung von Agar als Referenzsubstrat zum indirekten Vergleich der Pilze bietet den Vorteil, dass wechselseitige Einflüsse von anderen Pilzen ausgeschlossen werden können. Außerdem verringert sich der experimentelle Aufwand im Vergleich zum paarweisen Test eines jeden Pilzes gegen jeden anderen. Der Ansatz mit drei Pilzen je Platte stellt eine möglich Alternative zum paarweisen Vergleich dar, der bei geringerem experimentellen Aufwand ebenfalls gute Ergebnisse erzielt.

Ein Test mit mehreren Pilzstämmen in einer Platte scheint geeignet, um viele Pilze schnell grob einordnen zu können und Tendenzen und Unterschiede zwischen einzelnen Gruppen zu untersuchen. Allerdings konnte in diesem Ansatz das Pilzwachstum nicht erfasst werden. Durch den Wachstumsstop der Myzele konnten jedoch Fraßspuren, die in den anderen Experimenten durch das Myzelwachstum kompensiert wurden, eindeutig beobachtet und mit der Fraßpräferenz korreliert werden.

Gewächshausversuch

Das Versuchsdesign des Gewächshausversuches war so konzipiert, dass jede Kombination von Faktoren als Vergleichsansatz für parallel laufende ähnlich komplexe Ansätze und als Kontrolle für die nächst komplexeren Kombinationen diene. Somit sollte gewährleistet sein, die einzelnen Faktoren isoliert und im Zusammenwirken betrachten zu können. Durch die in Kapitel 3.6.1 bereits erwähnte Einwanderung von zusätzlichen Bodenorganismen und die ungeplante Mykorrhizierung von Pflanzen auch in nicht inokulierten Töpfen musste bei der Auswertung auf die Verwendung von Korrelationen einzelner Faktoren zurückgegriffen werden, was die Aussagekraft des Experimentes einschränkt. Die verwendeten Gefäße wurden im Vorfeld gründlich gereinigt und die Sterilität des verwendeten Substrates durch Ausplattieren bestätigt. Der Eintrag von Mykorrhizapilzen erfolgte demnach wahrscheinlich über die Luft. Die Einschleppung bzw. Ausbreitung von weiteren Arten der Bodenfauna bleibt ungeklärt, zumal die einzelnen Ansätze separat in Wannen kultiviert wurden. Zukünftige Experimente müssten demnach noch stärker räumlich getrennt werden, ohne die Homogenität der Versuchsbedingungen zu beeinträchtigen.

4.2 Einfluss verschiedener Pilzeigenschaften auf das Fraßverhalten von *F. candida*

Ziel der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung von Einflüssen verschiedener Pilzeigenschaften auf das Fraßverhalten der Collembolenart *F. candida*. Im Fokus lagen physiologisch-morphologische Merkmale, die Ausbildung von kristallinen oder andersartigen

Hyphenauflagerungen, der Gehalt giftiger, scharf oder bitter schmeckender Sekundärmetabolite und die dunkle Pigmentierung einiger Pilzarten. Außerdem sollte untersucht werden, ob die Collembolen zwischen Ektomykorrhizapilzen und Saprophyten unterscheiden. Zusätzlich wurden die Pilze nach verschiedenen Myzelstrukturen unterschieden, um einen möglicherweise verfälschenden Einfluss auf die Ergebnisse feststellen zu können.

Die vorliegenden Untersuchungen belegten sehr deutlich, dass *F. candida* zwischen verschiedenen Pilzarten unterscheidet und nur bestimmte Arten als Nahrungsquelle nutzt bzw. manche Pilzarten meidet. Von anderen Untersuchungen (Dash und Cragg, 1972; Klironomos und Kendrick, 1995; Klironomos et al. 1992, 1999; Krivtsov et al. 2003; Maraun et al. 1998; 2003; Parkinson et al. 1979; Schneider et al. 2005; Setälä, 2005; Visser und Whittaker, 1977) ist ebenfalls bekannt, dass zahlreiche Vertreter der mykophagen Bodenmesofauna in ihrem Fraßverhalten zwischen verschiedenen Pilzarten unterscheiden und dabei teilweise ebenfalls deutliche Präferenzen zeigen. Dabei wurde ein möglicher Einfluss von Hyphenauflagerungen bisher nicht berücksichtigt. Der Einfluss giftiger Substanzen wurde zwar mehrfach vermutet, die Aussagen konnte jedoch aufgrund geringer Artenspektren nicht verallgemeinert werden und wurden auch nicht durch Analysen unterstützt. Daher stehen beide Faktoren im Fokus der hier durchgeführten Untersuchungen. Lediglich die Präferenz für dunkel pigmentierte Pilzarten gilt als erwiesen, wobei auch hier das Artenspektrum in den meisten Arbeiten sehr gering war. Einige Arbeiten belegen auch den Einfluss des Substrates und den Nährwert der Pilze auf das Fraßverhalten. Auf diese und weitere Aspekte wird im Folgenden bei der Interpretation der Ergebnisse genauer eingegangen.

4.2.1 Einfluss von Kristallen und Auflagerungen auf das Fraßverhalten von *F. Candida*

Ein wesentliches Ziel der Studie lag in der Untersuchung eines möglichen Einflusses von Kristallen und anderen Auflagerungen auf der Hyphenoberfläche von Bodenpilzen auf das Fraßverhalten von *F. candida* (siehe 1.2, Frage 1). Solche Strukturen wurden bereits für zahlreiche Pilzarten beschrieben (Kapitel 1.1) und eine Bedeutung für die pH-Wertabsenkung und Nährstoffaufnahme diskutiert (Cromack et al. 1979, van Breemen, 2000). Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit ist die Vermutung einer fraßhemmenden Wirkung dieser Strukturen.

Pilze mit Hyphenauflagerungen wurden im Ergebnis der hier durchgeführten Experimente signifikant weniger gefressen als die Referenzpilzarten ohne spezielle Eigenschaften. Dies wurde deutlich in den einfachen Fraßexperimenten (Kapitel 3.2.1), aber auch im direkten Vergleich mit anderen Pilzen (Kapitel 3.2.2).

In früheren Untersuchungen zum Fraßverhalten von Collembolen, die kristallbildende Pilze beinhalteten, wurden ähnliche Beobachtungen gemacht, jedoch nicht näher diskutiert. Hiol et al. (1994) beobachteten, dass der kristallbildende Pilz *Suillus luteus* von *Proistoma minuta* am wenigsten gefressen wurde, in den Experimenten von Schultz (1991) wurden die drei getesteten *Suillus*-Arten ebenfalls eher gemieden und die zwei *Suillus*-Arten in den

Experimenten von Shaw (1988) wurden nur mittelmäßig gefressen. Diese Beobachtungen stimmen mit den Ergebnissen dieser Arbeit überein. Schneider et al. (2005) beobachteten eine geringe Präferenz von *Piloderma croceum* als Nahrungsquelle von Hornmilben. Insgesamt ist demnach davon auszugehen, dass Kristalle und Auflagerungen auf der Hyphenoberfläche von Bodenpilzen als Fraßschutz gegenüber mykophagen Vertretern der Bodenmesofauna wirken. Allerdings ist das getestete Pilzartenspektrum bisher immer noch gering, was auch in der schlechten Kultivierbarkeit einiger Pilzarten begründet ist. Weiterführende Experimente sind daher anzuraten.

Unterstützt wird diese Vermutung auch durch die beobachtete verstärkte Ausbildung von Kristallen auf der Oberfläche von Rhizomorphen mancher Arten, z.B. *Rhizopogon roseolus* (Raidl und Agerer, 1998), *Hysterangium stolonifereum* (Raidl und Agerer, 1998) oder *Ramaria formosa* (Raidl und Scattolin, 2006). Bei manchen Pilzen wurde sogar beobachtet, dass die Rhizomorphen dicht mit Kristallen bedeckt sind, während die normalen Hyphen keine Auflagerungen ausbilden (Müller und Agerer, 1996; Raidl, 1997). Hier spielt die damit verbundene Absenkung des pH-Wertes bzw. eine dadurch vermutete bessere Nährstoffaufnahme wahrscheinlich kaum eine Rolle, da diese Strukturen nicht der Stoffaufnahme dienen. Da besonders Rhizomorphen für die Myzelentwicklung bzw. den Stofffluss innerhalb des Myzels und auch für die Funktionalität der Mykorrhizasymbiose von großer Bedeutung sind (z.B. Agerer, 2001; Raidl, 1997), hätte eine Zerstörung durch Fraß hingegen eine einschneidende Wirkung. Somit scheint ein besonderer Schutz dieser Myzelbereiche plausibel.

4.2.2 Der Einfluss von Sekundärmetaboliten

Die Charakterisierung von Pilzarten als giftig, scharf oder bitter schmeckend basierte auf menschlichen Erfahrungen (z. B. Roth et al. 1990) und auf Untersuchungen mit anderen Organismen, z.B. Coleoptera (Besl et al. 1987; Henneberg, 2003; Mier et al, 1996). Des Weiteren stellte Shaw (1988) Parallelen zwischen der Essbarkeit von Pilzen für den Menschen und für die Collembolenart *Onychiurus latus* fest. Trotzdem kann die bekannte Wirkung der in dieser Untersuchung verwendeten Pilzarten auf den Menschen und andere getesteten Organismen nur als Indikator für eine mögliche Wirkung auf *F. candida* verwendet werden. In der vorliegenden Arbeit wurden Pilzarten speziell nach dieser Fragestellung ausgewählt. Zusätzlich wurde das Myzel einzelner Agarkulturen auf den Gehalt bekannter Giftstoffe untersucht und dieser erstmalig mit dem Fraßverhalten der Collembolen in Beziehung gebracht.

In allen drei Untersuchungsansätzen der vorliegenden Studie zeigte sich, dass als giftig geltende Pilze am wenigsten gefressen wurden bzw. von den Collembolen gemieden wurden (Kapitel 3.2.1, 3.2.2 und 3.2.3). Die Analyse von giftigen Verbindungen in vier verschiedenen Pilzisolaten korreliert mit den beobachteten Reaktionen von *F. candida*. *Hypholoma fasciculare* wird als giftige Pilzart mit mehreren wirksamen Substanzen geführt (Roth et al. 1990). Von den bekannten Verbindungen wurde der Gehalt an Naematolin und Fasciculol untersucht. Beide Verbindungen konnten im Stamm SR1198 nicht nachgewiesen werden

(Abb. 53 und Abb. 55, Anhang), was die unerwartet hohe Anzahl von Collembolen auf dem Myzel erklären kann (siehe Kapitel 3.2.1). Der zweite untersuchte Stamm JB 16 enthielt ebenfalls kein Fasciculol, allerdings konnte Naematolin nachgewiesen werden (qualitativer Nachweis, Abb. 53 und Abb. 55, Anhang). Dies begründet wahrscheinlich die sehr geringe Anzahl von Collembolen auf dem Myzel dieses Pilzstammes im mehrfachen Auswahl experiment (Kapitel 3.2.3).

In der Kultur des Pilzes *Galerina marginata*, dessen Fruchtkörper aufgrund des Amanitin-Gehaltes sehr giftig sind, wurde im Rahmen dieser Studie ein α -Amanitin-Gehalt von 0,836 mg je Gramm frischem Myzel und Agar gefunden. Bei einer Trockenmasse von 7,5% entspricht das etwa einer Konzentration von 11,1 mg Amanitin je Gramm Trockenmasse. Roth et al. (1990) gibt eine Spanne von 0,1 – 0,8 mg Amanitin je Gramm Trockengewicht in Fruchtkörpern an, Kleber et al. (2004) 0,4 mg/g. In diesem Fall wären Myzel und Fruchtkörper in ihrem Giftgehalt sehr ähnlich bzw. sogar etwas höher. Andererseits geben Enjalbert et al. (2004) einen Amanitingehalt (α , β und γ -Amanitin) zwischen 78.17 und 243.61 mg/g Frischmasse für Fruchtkörper an, der deutlich über den hier gemessenen Werten liegt. Trotz dieser breiten Spanne ist der gemessene Wert mit natürlichen Proben von Fruchtkörpern vergleichbar. Dass die gemessene Konzentration im Myzel von ökologischer Relevanz ist, zeigt sich in der sehr geringen Anzahl von Collembolen auf dem Myzel (Kapitel 3.2.1).

Fruchtkörper von *Clitocybe phyllophila* sind bekannt für den Gehalt an Muscarin (Roth et al. 1990, Breitenbach und Kränzlin, 1991). In der Kultur, die in dieser Arbeit verwendet wurde, konnten im myzeldurchwachsenen Agarblock etwa 5 mg Muscarin je Gramm Frischmasse und im fast reinen Myzel 10 mg/g Frischmasse nachgewiesen werden. Dies entspricht etwa einem Gehalt von 65 bzw 138 mg Amanitin je Gramm Trockenmasse. Auch bei diesem Pilzstamm geht der gemessene Giftgehalt mit der sehr geringen Anzahl von Collembolen auf dem Myzel einher (Kapitel 3.2.1). Literaturangaben zum Muscaringehalt in Fruchtkörpern oder natürlich vorkommenden Myzelen konnten nicht gefunden werden. Bresinsky und Besl (1985) sowie Stadelmann et al. (1976) erwähnen nur einen Gehalt größer als 0,02 mg Muscarin /g Trockenmasse bei *Clitocybe*-Arten, und in Flüssigkulturen von *Clitocybe rivulosa* konnte einen Gehalt von ca. 0,05 mg/g Trockenmasse gemessen werden (Nitta et al. 1977), was aufgrund der sehr unterschiedlichen Wachstumsbedingungen nur schwer mit den hier gemessenen Werten vergleichbar ist.

Bei anderen verwendeten Stämmen sind zwar giftige bzw. abwehrende Substanzen beschrieben (z.B. *Agaricus xanthoderma*, Hilbig et al. 1985), deren Analyse jedoch nicht etabliert. Bei weiteren als giftig oder zumindest unbedenklich beschriebenen Arten (z.B. *Hebeloma sinapizans*) fehlen Hinweise auf die dafür ursächlichen Substanzen, weswegen hier keine gezielte Analyse möglich war.

Der negative Einfluss von giftigen, bitteren oder scharfen Inhaltsstoffen auf die Fraßpräferenz von mykophagen Bodenarthropoden wurde von mehreren Autoren vermutet und diskutiert, aber bisher kaum gezielt untersucht. Sadaka-Laulan et al. (1998) nehmen eine schädigende

und abschreckende Wirkung von Giften bei *Trichoderma polysporum* an. Lartey et al. (1989) beobachteten eine hohe Sterberate von *Proisotoma minuta* und *Onychiurus encarpatus* (Collembolen) auf sporulierenden Kulturen von *Trichoderma harzianum* und nannten die giftige Wirkung oder direkten Parasitismus des Pilzes an den Arthropoden als mögliche Ursache. In eigenen Vorversuchen mit einer als Bodenhilfsstoff verwendeten *Trichoderma*-Art konnte ebenfalls ein Absterben der Collembolen nach kurzer Zeit beobachtet werden. Andererseits wurde eine *Trichoderma*-Art in den Experimenten von Scheu und Simmerling (2004) zumindest von *Protaphorura armata* stark gefressen.

In den Untersuchungen von Shaw (1988) wurde der scharf schmeckende Pilz *Lactarius rufus* zwar bevorzugt, führte aber zu einer hohen Sterberate. Hier kam es offensichtlich zu einer Fehleinschätzung seitens der Collembolen. Ansonsten zeigte der Trend, dass giftige Arten eher gemieden werden. In den Untersuchungen von Hiol et al. (1994) wurde die Pilzart *Pisolithus tinctorius*, welche Pisosterol und andere Triterpene enthält (Baumert et al. 1997), im Vergleich zu anderen Pilzen am wenigsten gefressen. Kaneda und Kaneko (2004) beobachteten ebenfalls eine Abneigung von *F. candida* gegenüber *P. tinctorius*. Eine giftige *Penicillium*-Art und *Aspergillus fumigatus* wurden in den Experimenten von Scheu und Simmerling (2004) von zwei Collembolenarten (*Folsomia candida* und *Protaphorura armata*) gemieden. In Nahrungsauswahlversuchen mit Hornmilben kamen Schneider et al. (2005) zu ähnlichen Ergebnissen: *Amanita muscaria* (giftig, u.a. Ibothensäure und Muscarin, Roth et al. 1990) wurde weniger bevorzugt als andere Pilze wie *Xerocomus badius*. Shaw (1988) beobachtete, dass giftige Arten weniger gefressen wurden. Speziell eine *Clitocybe*-Art (Gattung mit teilweise sehr giftigen Arten, Roth et al. 1990) wurde von *Onychiurus latius*, ähnlich zu den hier gezeigten Ergebnissen, gemieden. Der Pilz *Hebeloma crustuliniforme*, der möglicherweise ähnliche Metabolite wie *H. sinapizans* enthält (Mier et al. 1996) und von Shaw (1988) als gefährlich giftig beschrieben wird, wurde ebenfalls kaum gefressen. Die gleiche Art erreichte bei Schultz (1991) hingegen eine durchschnittliche Präferenz, wurde aber ähnlich wie in den vorliegenden Experimenten weniger gefressen als *Paxillus involutus*. Beides korreliert mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit. Für *Russula*-Arten vermutete Agerer (2006) eine fraßhemmende Funktion von spezialisierten Hyphen (Cystidien), die leicht abbrechen und abschreckende Substanzen freigeben.

Hinsichtlich der Ausgangsfragestellung (siehe Kapitel 1.2, Frage 1) bestätigen die Ergebnisse dieser Untersuchung und die Beobachtungen anderer Autoren die Vermutung, dass die Sekundärmetabolite von Pilzen, die giftig sind oder einen scharfen oder bitteren Geschmack verursachen, eine fraßhemmende Wirkung auf *F. candida* besitzen. Diese Substanzen schützen demnach nicht nur die Fruchtkörper, sondern auch die Myzele der entsprechenden Pilzarten vor Fraß. Daraus ergibt sich die Vermutung, dass diese Pilzarten unter Fraßdruck einen Konkurrenzvorteil gegenüber Pilzen ohne solche Metabolite besitzen. Dies wird im Zusammenhang mit dem Einfluss der Collembolen auf das Myzelwachstum in Kapitel 4.4.5 näher diskutiert.

4.2.3 Präferenz für dunkel pigmentierte Pilzarten

Ein weiterer Aspekt der vorliegenden Untersuchung war die Fragestellung, ob die dunkle Pigmentierung einiger Pilzarten Einfluss auf das Verhalten der Collembolen besitzt (Kapitel 1.2, Frage 1). Diese wird meist durch die Bildung von Melanin hervorgerufen (Maraun et al. 2003). Dabei handelt es sich um komplexe Biopolymere, deren Struktur nicht vollständig geklärt ist (Coelho, 1997; Jacobson, 2000; Saiz-Jimenez et al. 1995). Viele dieser Pilzarten gehören zu der polyphyletischen Gruppe der Dematiaceae, die im engeren Sinne Arten der Deuteromyzeten beinhaltet (<http://www.schimmel-schimmelpilze.de/dematiaceae.html> Januar 2008). Dunkel pigmentierte Pilze sind vor allem als Pflanzen- und Tier- bzw. Humanpathogene bekannt, bei denen die Bildung von Melanin ein wichtiger Virulenzfaktor ist (z.B. Jacobson, 2000; Henson et al. 1999). Andere Funktionen, wie z.B. der UV-Schutz, werden ebenfalls vermutet (Jacobson, 2000), wobei insgesamt noch Forschungsbedarf zur Funktion und Bedeutung dieser Pigmente besteht.

In allen drei experimentellen Ansätzen bevorzugte *F. candida* dunkle Pilze deutlich gegenüber anderen Pilzarten (Kapitel 3.2.1, 3.2.2 und 3.2.3). Dieses Phänomen konnte auch in einem komplexen Gewächshausversuch unter natürlicheren Bedingungen beobachtet werden (siehe Kapitel 3.6.7), wo der Anteil dunkel pigmentierter Mykorrhizen mit steigender Individuenzahl der Collembolen sank.

Die Präferenz von dunklen Arten wurde bereits in früheren Untersuchungen beobachtet (Bardgett et al. 1993b; Klironomos und Kendrick, 1995; Klironomos et al. 1992, 1999; Maraun et al. 1998; 2003; Parkinson et al. 1979; Visser und Whittaker, 1977). Die dunkel pigmentierte Art *Rhizoctonia solani* wurde von der Collembolenart *Protaphorura minuta* (Hiol Hiol et al. 1994) und *Onychiurus encarpatus* (Lartey et al. 1989) bevorzugt. Scheu und Simmerling (2004) zeigten, dass *F. candida* und *Protaphorura armata* zwei pigmentierte Arten (*C. cladosporioides* und *Trichoderma* sp.) als Nahrungsquelle bevorzugten. Allerdings war der Nährwert der *Trichoderma*-Art nur gering. Die dunkle Art *Aspergillus fumigatus* wurde jedoch gemieden, was aber wahrscheinlich auf dessen Giftgehalt zurückzuführen ist. Schneider et al. (2005) beobachteten eine starke Präferenz der dunklen Art *Alternaria alternata* durch Hornmilben. Allerdings wurde in denselben Experimenten die Pilzart *Cenococcum geophilum* nur mäßig gefressen. Auch in den Experimenten von Sadaka-Laulan et al. (1998) war die Präferenz für Dematiaceae nicht konsequent und wechselte mit dem Substrat.

Dash und Cragg (1972) zeigten, dass neben Collembolen auch Enchytraeiden, Nematoden und Milben dunkle Pilze im Vergleich zu *Paecilomyces* und *Penicillium* bevorzugen. In *in situ*-Experimenten dokumentierten Klironomos und Kendrick (1995) eine positive Korrelation zwischen der Abundanz von Collembolen und der von dunklen Pilzarten kolonisierten Wurzelspitzen. Eine Untersuchung des Darminhaltes von *Onychiurus subtenuis*, extrahiert aus Pappelstreu, ergab einen Anteil von 83% dunkler Hyphen (Parkinson et al. 1979). Die Autoren extrahierten außerdem 96% der Collembolen aus Streu-Proben, die mit dunklen Pilzen durchwachsen waren. Hyaline Pilze bildeten hier die nicht gefressene

Alternative. In einem Experiment von Setälä et al. (1999) verschwand unter dem Fraßdruck von Nematoden *Cenococcum geophilum* aus den Mikrokosmenansätzen, in denen weitere fünf Ektomykorrhizapilze und elf Saprophyten vorhanden waren.

Die Ursachen für die beobachtete Bevorzugung dunkler Arten seitens der Collembolen konnte bisher noch nicht gefunden werden. Maraun et al. (2003) stellten vier Hypothesen als mögliche Erklärung vor:

- höherer Gehalt an Nährstoffen
- pigmentierte Arten sind die effektiveren Zersetzer
- dunkle Pilzarten dienen als Indikator für einen vorteilhaften Zersetzungsgrad von organischer Materie
- Pigmente signalisieren die Abwesenheit von Abwehrstoffen oder chitinolytischen Enzymen, welche eine Gefahr für die Arthropoden darstellen.

Keine dieser Hypothesen konnte bisher bestätigt werden. Maraun erwähnte u.a., dass die Pigmente (Melanin) nur schwer zu verdauen sind und somit für die Ernährung eine untergeordnete Rolle spielen dürften. Diese Vermutung wurde auch durch die Beobachtungen in den vorliegenden Experimenten bestätigt, in denen die Ausscheidungen der Collembolen nach Fraß an dunklen Pilzen ebenfalls dunkel waren. Es wird vermutet, dass Pilze durch diese Verbindungen vor mikrobiellem Abbau geschützt (Bell und Wheeler, 1986; Jacobson, 2000; Knicker, 2004) und dadurch zum dauerhaften Bestandteil von Humus werden (Linhares und Martin, 1978). Butler und Day (1998) argumentieren sogar, dass Melanin die Nahrungsqualität herabsetzt und eventuell die Verdauung anderer Bestandteile verringert. Allerdings schien in den vorliegenden Experimenten der pigmentierte Pilz *Cenococcum geophilum* aufgrund der relativ hohen Anzahl von Gelegen einen guten Nährwert zu besitzen. Gegen das Indiz, dass Pigmente die Abwesenheit von Abwehrstoffen signalisieren, spricht, dass über die Stoffwechselwege zur Bildung der Pigmente auch potentiell giftige Substanzen gebildet werden können (Jacobson, 2000; Scheu und Simmerling, 2004). Zur Klärung der Frage, warum Pilze mit dunklen Pigmenten (Melanin) derartig attraktiv auf die Collembolen und wohl auch andere Vertreter der Bodenfauna wirken, sind weitere grundlegende Forschungsarbeiten erforderlich.

4.2.4 Pilze ohne besondere Eigenschaften

Die Gruppe der Pilze, die keine der oben genannten Eigenschaften besitzen und als Referenzgruppe dienen, zeigte eine hohe Varianz in der Fraßpräferenz durch Collembolen (Kapitel 3.2.1). So wurden teilweise Arten, die für den Menschen essbar sind (*Macrolepiota procera*, Schirmpilz; *Sparassis crispa*, Krause Glucke; *Tricholoma triste*, Erdritterling, siehe z.B. Breitenbach und Kränzlin 1978-2005) von *F. candida* ähnlich gemieden wie bekannte Giftpilze (Kapitel 3.2.1 und 3.2.3). Bei *S. crispa* spielt vielleicht die Beobachtung eine Rolle, dass die Fruchtkörper kaum von Insektenlarven befallen werden. Die geringe Präferenz von *Armillaria spec.* lässt sich möglicherweise durch die beim Schneiden beobachtete starke

Festigkeit des Myzels in der Agar-Kultur erklären. Wahrscheinlich gibt es weitere Eigenschaften wie z.B. unbekannte Inhaltsstoffe, die Einfluss auf das Fraßverhalten der Collembolen haben. Hier sind weitere Untersuchungen nötig, um diese Fragen zu klären. Trotz der hohen Varianz wurden die Pilze in der Summe signifikant gegenüber den giftigen oder kristallbildenden Arten bevorzugt (Kapitel 3.2.1).

4.2.5 Einfluss der Myzelstruktur und weiterer Parameter auf das Fraßverhalten

Das Verhalten der Collembolen wird möglicherweise nicht nur durch die im Fokus liegenden Eigenschaften der Pilze (Fraßhemmstoffe, Kristalle, Pigmente) beeinflusst. Andere Faktoren können ebenfalls eine Rolle spielen und so das Ergebnis der Untersuchung verfälschen. Aus diesem Grund wurde die Wirkung zusätzlicher Charakteristika, wie der Myzelstruktur, untersucht und im Folgenden zusammen mit dem Einfluss des Myzelalters und der Hyphendicke diskutiert.

Die getesteten Pilzarten unterschieden sich sehr stark in der Struktur ihres Myzels auf dem künstlichen Agarmedium. Um einen möglichen Einfluss der Myzelstruktur auf die Fraßpräferenz zu untersuchen, wurden drei verschiedene Typen (hauptsächlich Luftmyzel, auf der Agaroberfläche anhaftendes Myzel und Agar durchdringendes Myzel) unterschieden, die Pilzstämme dementsprechend eingruppiert und auf Unterschiede in den Fraßparametern untersucht.

In den einfachen Auswahlversuchen konnte kein eindeutiger Einfluss dieses Kriteriums auf das Fraßverhalten gefunden werden (Kapitel 3.2.1). In den mehrfachen Auswahlversuchen wurden die Pilze mit anliegendem Myzel jedoch deutlich weniger bevorzugt (Kapitel 3.2.3). Der Grund hierfür liegt wahrscheinlich in der ungleichen Verteilung anderer ausschlaggebender Parameter. In der Gruppe mit anliegendem Myzel gab es z.B. keine pigmentierten Stämme, die im Allgemeinen sehr attraktiv waren.

Hiol et al. (1994) diskutierten den Einfluss der Myzelstruktur auf das Fraßverhalten, konnten aber ebenfalls keine eindeutigen Zusammenhänge finden. Trotzdem kann ein Einfluss nicht völlig ausgeschlossen werden, weswegen dieser Faktor auch in zukünftigen Untersuchungen, insbesondere unter Laborbedingungen, beachtet werden sollte. Ob eine Unterscheidung der Myzelstruktur auf natürliche Lebensräume übertragen werden kann, ist fraglich, da sich Agar sehr stark von natürlichen Substraten im Boden unterscheidet. Ein Vergleich verschiedener Explorationstypen (Agerer, 2001) oder die Unterscheidung zwischen Hyphenmantel, extramatrikularem Myzel und Rhizomorphen bei Ektomykorrhizapilzen wäre in Bezug auf die Funktionalität der Mykorrhizasymbiose und die Stoffflüsse innerhalb des Myzels und zwischen Pilz und Wurzel interessant und in natürlichen Lebensräumen möglicherweise von großer Bedeutung, worauf in Kapitel 4.4.3 näher eingegangen wird.

Neben der Struktur spielt das Alter des Myzels bzw. dessen Stoffwechselaktivität eine Rolle. Collembolen unterscheiden dabei teilweise auch innerhalb eines Myzels. Einige Untersuchungen (z.B. Leonard, 1984; Moore et al. 1987) deuten darauf hin, dass Collembolen

besonders an den physiologisch aktiven bzw. jungen Hyphen der Myzele fressen. Gange (2000) argumentiert ebenfalls in diese Richtung. Auch in den vorliegenden Untersuchungen kam es in wenigen Fällen (z.B. *Tricholoma triste*) zu verstärktem Fraß an der Myzelfront und zu teilweisem Stillstand des Wachstums. Auf der anderen Seite beobachteten Hiol et al. (1994) Fraßgalerien, die darauf hindeuten, dass Collembolen gleichermaßen an jungen und älteren Hyphen fressen. Dies wurde in den vorliegenden Untersuchungen nicht beobachtet.

In den vorliegenden Experimenten fraßen die Collembolen meist gleichmäßig am gesamten Myzel bzw. unterschieden nicht zwischen Wachstumszone und älteren Hyphen. Allerdings waren die Myzele nur wenige Tage bzw. Wochen alt (abhängig von der Wachstumsgeschwindigkeit) und können insgesamt als aktiv angesehen werden, sodass das Myzelalter in diesen Versuchen wahrscheinlich keine Rolle spielte und die wesentlichen Faktoren nicht beeinflusste.

Ein weiteres mögliches Einflusskriterium, das die bereits gewonnenen Erkenntnisse verfälschen könnte, ist der Einfluss der Hyphendicke. Obwohl manche Arthropoden zwischen dünnen und dicken Hyphen unterscheiden (Klironomos und Kendrick, 1996), wurde ein möglicher Einfluss des Hyphendurchmessers nicht untersucht, da die Autoren dies für *F. candida* nicht beobachten konnten. Schultz (1991) hielt in seinen Versuchen einen Einfluss des Hyphendurchmessers ebenfalls für unwahrscheinlich, sodass insgesamt der Hyphendurchmesser in diesen Betrachtungen vernachlässigt werden kann.

4.2.6 Unterscheidung zwischen Mykorrhizapilzen und Nicht-Mykorrhizapilzen

Eine weitere wichtige Fragestellung dieser Arbeit lag in dem möglicherweise unterschiedlich starken Fraß an Ektomykorrhizapilzen oder Saprophyten durch die Collembolen (Kapitel 1.2, Frage 2). Dies könnte sich auf die Verbreitung beider Pilzgruppen im Boden, die Funktionalität der Mykorrhizen und andere ökologische Parameter im Boden auswirken.

In den einfachen Auswahlversuchen wurde neben den bereits genannten Einteilungen auch zwischen Ektomykorrhiza- und Nicht-Mykorrhizapilzen unterschieden. Im Ergebnis konnte keine eindeutige Präferenz für eine der beiden Gruppen gefunden werden. Werden alle getesteten Pilze berücksichtigt, scheint *Folsomia candida* Mykorrhizapilze als Nahrungsquelle zu bevorzugen. Allerdings ist davon auszugehen, dass dieser Unterschied durch die Überlagerung mit stärker ins Gewicht fallenden Faktoren hervorgerufen wird. Die Pilze mit Auflagerungen und die Arten mit besonderen Sekundärmetaboliten sind ungleich auf beide Gruppen verteilt. Alle Pilze mit Auflagerungen und die Mehrheit der pigmentierten Arten sind ECM, die Mehrheit der Pilze mit Fraßhemmstoffen, die am wenigsten gefressen wurden, hingegen Nicht-Mykorrhizapilze. Werden nur die Pilze ohne diese Merkmale betrachtet, ergab sich kein signifikanter Unterschied zwischen Mykorrhiza- und Nicht-Mykorrhizapilzen. Da für die Auswahl der Pilze vornehmlich die Ausbildung von Auflagerungen, der Gehalt an besonderen Sekundärmetaboliten und die Pigmentierung entscheidend und die Zugehörigkeit zur Gruppe der Mykorrhiza- oder Nicht-Mykorrhizapilze sekundär war, sind weiterführende Untersuchungen zu dieser Fragestellung nötig.

Es gibt nur sehr wenig Versuche, in denen beide Artengruppen kombiniert untersucht wurden. Viele Arbeiten beschränken sich auf Pilzarten einer Gruppe (Sadaka-Laulan et al. 1998; Scheu und Simmerling, 2004; Schultz, 1991). Hiol Hiol et al. (1994) untersuchte in seinen Fraßexperimenten neben Mykorrhizapilzen nur eine saprotrophe Art. Nur Shaw (1985, 1988) beobachtete eine starke Bevorzugung von drei der getesteten Ektomykorrhizapilzen gegenüber Saprophyten in Fraßexperimenten mit gemischtem Artenspektrum und vermutete weitreichende Konsequenzen für Bodenökosysteme, sollten Ektomykorrhizapilze generell bevorzugt werden. Allerdings wurden in diesen Arbeiten Merkmale wie Hyphenauflagerungen, die gerade die Ektomykorrhizapilze ausprägen, nicht betrachtet, was das Ergebnis beeinflussen könnte und die Anzahl der Saprophyten war mit vier Arten sehr gering.

Die Mehrheit der bisherigen Untersuchungen konzentrierte sich auf die Interaktionen zwischen Endomykorrhizapilzen und Collembolen und die resultierenden Einflüsse auf das Pflanzenwachstum. Allerdings wurden viele dieser Versuche ohne die Einbeziehung von saprotrophen Pilzarten durchgeführt (z.B. McGonigle und Fitter, 1988; Warnock et al. 1982). Erst in den letzten Jahren wurden Endomykorrhizapilze und saprotrophe Pilze kombiniert untersucht (Gange, 2000; Klironomos und Kendrick 1996; Klironomos et al. 1995, 1999; Tiunov und Scheu, 2005). In diesen Studien bevorzugten die Arthropoden die angebotenen saprotrophen Pilzarten. Auch Filser (2002) vermutet in einem Übersichtsartikel eine Präferenz für saprotrophe Pilze gegenüber Mykorrhizapilzen.

Eine allgemeine Präferenz für Ektomykorrhizapilze oder Saprophyten durch Collembolen und andere fungivore Arten könnte großen Einfluss auf die Zusammensetzung der Pilzzönose, das Funktionieren der Mykorrhizasymbiose, den Stofffluss im Boden und letztendlich auf das Pflanzenwachstum haben. Dies wird in Kapitel 4.5.1 und 4.5.3 genauer betrachtet. Im Ergebnis der vorliegenden Untersuchungen lässt sich keine eindeutige Präferenz für eine der beiden Gruppen feststellen. Es wird offensichtlich, dass eine pauschale Unterscheidung zwischen beiden Gruppen problematisch ist und eine Berücksichtigung weiterer Eigenschaften der Pilze erforderlich ist, wie in dieser Arbeit geschehen.

Ein weiteres Unterscheidungskriterium in Bezug auf die Nahrungspräferenz liefern Klironomos et al. (1992) mit der Unterteilung in primäre und sekundäre Saprophyten bei der Neubesiedelung von Streu. Primäre Saprophyten, die wahrscheinlich ein schnelleres Wachstum aufweisen, wurden stärker von der Bodenfauna bevorzugt, was die in Kapitel 3.5.2. beschriebenen Beobachtungen unterstützen. Anhand der Untersuchung des Darminhaltes von *F. candida* und der inokulierten Blattstreu vermuteten Ineson et al. (1982) ein bevorzugtes Fressen an Basidiomyceten im Vergleich zu Nicht-Basidiomyceten. Das Artenspektrum wurde jedoch nicht weiter eingegrenzt.

4.2.7 Einfluss des Elementgehalts der Pilzmyzele auf das Fraßverhalten

Der Gehalt an Nährelementen, insbesondere von Stickstoff und dessen Mengenverhältnis zum Kohlenstoff, stellt als mögliches Indiz für die Nahrungsqualität einen weiteren Einflussfaktor

auf die Fraßpräferenz von *F. candida* dar. In den vorliegenden Versuchen war das Fraßverhalten weder mit dem Gehalt an Kohlenstoff oder Stickstoff, noch mit deren Verhältnis korreliert (Kapitel 3.4.4), was sich auch bei alleiniger Betrachtung der Referenzgruppe (Pilze ohne besondere morphologisch-physiologischen Eigenschaften) zeigte. Der Elementgehalt der Pilze ist demnach vor allem im Vergleich zu den zuvor behandelten Eigenschaften nachrangig.

Es liegen nur wenige Untersuchungen vor, die diesen Einflussfaktor diskutieren. Pilzarten, die reich an Nährstoffen sind, wurden in Untersuchungen von Sadaka-Laulan et al. (1998) und Scheu und Simmerling (2004) als Nahrung von *F. candida* und *Protaphorura armata* bzw. von *Onychiurus sinensis* bevorzugt. In den Versuchen von Leonard (1984) veränderte sich die Fraßpräferenz von *F. candida* bei verändertem Stickstoffgehalt des Nährmediums der Pilze, ohne jedoch einen eindeutigen Trend aufzuweisen. Allerdings wurden in diesen nicht den Elementgehalt der Pilze bestimmt, sondern andere Parameter untersucht, wie die resultierende Fitness der Collembolen, was wahrscheinlich besser geeignet ist, um auf die Nahrungsqualität zu schließen. Darauf wird später im Zusammen mit der Eiablage (Kapitel 4.3.2) eingegangen.

4.3 Zusammenhänge zwischen Eigenschaften der Pilze und dem Eiablageverhalten der Collembolen

Neben der Fraßpräferenz wurde die Eiablage der Collembolen in Abhängigkeit der einzelnen Nahrungsquellen betrachtet, um weitere Hinweise für den Einfluss von Eigenschaften der Pilze auf das Verhalten der Collembolen zu gewinnen. Dafür wurde die Gelegepräferenz als prozentuale Anzahl von Gelegen auf den jeweiligen Myzelen als Maß für deren Attraktivität bestimmt und die absolute Anzahl von Gelegen dokumentiert. Beide Parameter wurden mit der Fraßpräferenz in Beziehung gebracht (Kapitel 1.2, Frage 1 und 3), was auch Shaw (1988) für unerlässlich hielt. Wie bereits bei der Interpretation der Fraßpräferenzen liegt der Fokus auf dem Gehalt bestimmter Sekundärmetabolite sowie der Ausbildung von Hyphenauflagerungen. Des Weiteren wird u.a. der Einfluss der Myzelstruktur auf diese Ergebnisse diskutiert. Zusätzlich lässt die absolute Gelegezahl als Indiz für die Fitness der Artropoden (z.B. Booth und Anderson 1979, Klironomos et al., 1999, Scheu und Simmerling 2004) Rückschlüsse auf den Nährwert der einzelnen Pilzarten zu, was zusammen mit dem ermittelten Elementgehalt der Myzele das Verhalten der Collembolen beeinflussen kann.

4.3.1 Einfluss von Kristallen, Sekundärmetaboliten Pigmenten und der Myzelstruktur auf die Gelegepräferenz

Wie schon bei der Fraßpräferenz unterschieden die Collembolen in Ihrer Eiablagepräferenz deutlich zwischen einzelnen Pilzarten (Kapitel 3.4.1). Insgesamt war die Fraßpräferenz nur schwach mit der Eiablagepräferenz korreliert. So erreichten im Einzelfraßversuch drei von vier Pilzarten mit abstoßenden Inhaltstoffen (*X.pudens*, *A.xanthoderma* und *H.sinapizans*) trotz geringer Fraßpräferenz (Kapitel 3.2.1) relativ hohe Anteile an der Gesamtgelegezahl.

Ähnliches gilt für die kristallbildenden Pilzstämme. Dadurch lässt sich auch der geringe Unterschied in der Gelegepräferenz zwischen den drei Gruppen (Pilze mit Kristallen, Pilze mit Fraßhemmstoffen und Pilze ohne besondere Eigenschaften) erklären.

Die Beobachtungen in den Experimenten mit drei Pilzen je Schale unterstützen die Ergebnisse aus den einfachen Fraßexperimenten (Kapitel 3.4.2). Pilze ohne Kristalle und abstoßende Stoffe wurden zwar in der Mehrheit als Nahrung und zur Eiablage bevorzugt, es gab aber auch hier zwei deutliche Ausnahmen (*Piloderma croceum* und *Galerina marginata*), bei denen sich Nahrungspräferenz und Eiablage gegenteilig verhielten.

Ähnliches gilt für die mehrfachen Auswahlversuche. Hier sind Fraß- und Gelegepräferenz ebenfalls schwach korreliert mit ähnlichen Ausnahmen wie in den Einfach- und Dreifachversuchen. Trotz dieser Korrelationen und aufgrund der nicht beobachtbaren Unterschiede zwischen den drei Hauptkriterien hat die Bildung von Kristallen bzw. Abwehrstoffen wahrscheinlich keinen oder einen in dieser Untersuchung nicht nachweisbaren Einfluss auf die Präferenz der Eiablage. Des Weiteren zeigten die mehrfachen Auswahlversuche eine Präferenz für die Eiablage auf dunkel pigmentierten Arten (Kapitel 3.4.3), nachdem die Art *Cenococcum geophilum* bereits in den ersten beiden experimentellen Ansätzen bevorzugt wurde.

Neben den morphologisch-physiologischen Eigenschaften der Pilzstämme wurden weitere Faktoren untersucht, die Einfluss auf die Eiablage haben können. Es wurde beobachtet, dass Luftmyzel im Vergleich zu aufliegendem oder Agar durchdringendem Myzel signifikant für die Eiablage bevorzugt wurde (Kapitel 3.4.1). Dies könnte die relativ hohe Präferenz für die Eiablage bei kristallbildenden Pilzen (ausschließlich Luftmyzel) und bei den abwehrstoffbildenden Pilzen *Xerula pudens* und *Agaricus xanthoderma* zumindest teilweise erklären (Kapitel 3.4.1). Auch bei der alleinigen Betrachtung der Pilze ohne Abwehrmechanismen sind die Stämme mit Luftmyzel leicht bevorzugt, wobei hier der resultierende geringere Stichprobenumfang eine statistische Aussage erschwert.

Es ist zu vermuten, dass sich die Einflüsse von morphologisch-physiologischen Eigenschaften und der Myzelstruktur stark überschneiden, was die Interpretation erschwert. Vermutlich ist das Vorhandensein von jeglicher Struktur auf der Agaroberfläche ausschlaggebend für die generelle Bevorzugung des Myzels gegenüber dem Agar, da abgesehen vom Myzel, Eier oft in Unregelmäßigkeiten in der Agaroberfläche (z.B. Luftblasen) abgelegt wurden. Ähnliches dokumentierten auch Butcher et al. (1971). In diesem Zusammenhang kann die Präferenz des Luftmyzels von *Piloderma croceum* als Ort zur Eiablage trotz anschließender hoher Sterblichkeit der Jungtiere erklärt werden (Kapitel 3.4.1). Da *Folsomia candida* euedaphisch im Porenraum lebt, ist davon auszugehen, dass die Bevorzugung von Strukturen gegenüber Oberflächen für die Eiablage dem natürlichen Verhalten entspricht, was bei zukünftigen Versuchen unter Laborbedingungen berücksichtigt werden sollte.

4.3.2 Zusammenhänge zwischen Fraßpräferenz, Eiablage und Nahrungsqualität

Weit wichtiger als die Gelegepräferenz ist die absolute Anzahl von Gelegen in Abhängigkeit von den einzelnen Pilzstämmen für die weitere Interpretation der Ergebnisse, da sie als Indiz für den Nährwert der Pilzarten dienen kann (Kapitel 1.2, Frage 2). Die absolute Gelegeanzahl unterschied sich deutlich zwischen den verschiedenen Pilzarten (Kapitel 3.4.1). In den vorliegenden Experimenten frisst *F. candida* nicht zwangsläufig an den Pilzen, die bei Betrachtung der absoluten Gelegezahl zur größeren Fitness führen. *Hypholoma fasciculare* SR 1198 und *Rhodocollybia butyracea* wurde z.B. von den Collembolen stark frequentiert (Kapitel 3.2.1), es wurden aber wenig Eier gelegt (Kapitel 3.4.1). Bei *Clitocybe nebularis* verhielt es sich gegenteilig. Werden alle untersuchten Pilzstämmen berücksichtigt, war zwischen der absoluten Anzahl an Gelegen und der Fraßpräferenz kein statistischer Zusammenhang erkennbar, obwohl in Platten mit kristallbildenden Pilzen deutlich weniger und in Platten mit abwehrstoffbildenden Pilzen zumindest tendenziell weniger Eier gelegt wurden als bei Pilzen ohne Abwehrmechanismen, was den Beobachtungen der Fraßpräferenz entspricht. Dies ist u.a. mit der starken Streuung bei beiden Parametern innerhalb der Referenzpilzgruppe ohne besondere Eigenschaften zu erklären, in der keinerlei Korrelation zwischen beiden Parametern festzustellen war. Es ist zu vermuten, dass auf die Ablage der Eier zumindest teilweise andere Parameter als der Nährwert des jeweiligen Myzels Einfluss nehmen.

Ein weiterer Faktor, der die absolute Gelegezahl beeinflussen kann, ist der Agar mit seinem Gehalt an Nährstoffen. Letztlich handelte es sich bei den Versuchen um eine Mischdiät aus dem jeweiligen Myzel und dem Agar, auch wenn der Agar allein zu relativ wenig Gelegen führte und als Konstante in den Versuchen zu betrachten ist. Er ist aber wahrscheinlich für die relativ hohen Gelegezahlen bei sehr unattraktiven Pilzen mitverantwortlich. Bei Ausschluss der Myzele mit Gelegezahlen unter dem Niveau von reinem Agar konnte eine Korrelation mit der Fraßpräferenz beobachtet werden, was auf einen gewissen Zusammenhang zwischen Nährwert und Fraßpräferenz hindeutet. Die Gelegezahlen unter dem Niveau des reinen Agar (Kapitel 3.4.1) sind besonders bei den Pilzen ohne bekannte oder nachgewiesene Abwehrmechanismen schwer zu erklären. Möglicherweise führte eine hohe Fraßpräferenz trotz sehr geringer Nährwerte der Pilze zu geringen Gelegezahlen (z.B. *Hypholoma fasciculare* SR 1198) oder unbekannte Substanzen wirkten sich hemmend auf die Fitness der Artropoden aus. Beide Phänomene wurden in früheren Studien bereits beobachtet (Sadaka-Laulan et al. 1998; Scheu und Simmerling, 2004; Shaw, 1988).

Der Gehalt an Nährelementen kann neben der absoluten Zahl von Gelegen ein weiteres Indiz für den Nährwert der Myzele und somit einen weiteren möglichen Einflussfaktor auf die Fraßpräferenz von *F. candida* sowie deren Eiablage darstellen (Larsen et al. 2008). Besonders der Gehalt an Stickstoff als Makroelement und wichtiger Bestandteil von Nukleinsäuren und Aminosäuren sowie dessen Verhältnis zum Kohlenstoff gilt als Indikator für den Nährwert. Im Allgemeinen deutet ein hoher Stickstoffgehalt und damit ein kleines C/N-Verhältnis auf einen besseren Nährwert hin (Larsen et al. 2008),

In den vorliegenden Versuchen war das Fraßverhalten weder mit dem Gehalt an Kohlenstoff oder Stickstoff, noch mit deren Verhältnis korreliert (Kapitel 3.4.4). Absolute und relative Gelegezahlen stehen ebenfalls nur in sehr schwacher und nicht signifikanter Beziehung zu den Elementgehalten. Die beobachtete Sättigungskurve für die absolute Gelegezahl in Abhängigkeit vom Schwefelgehalt (Abb. 34) lässt vermuten, dass ein Schwefelgehalt ab 0,4 % der Trockenmasse nicht mehr limitierend wirkt.

Der tatsächliche Gehalt an Elementen bzw. das C/N-Verhältnis wurde nur in wenigen Studien gemessen (Larsen et al. 2008), die ebenfalls keinen einfachen linearen Zusammenhang mit der Fitness der Collembolen beobachten konnten. Einige Studien belegen aber Zusammenhänge zwischen Nahrungspräferenz und Nahrungsqualität (gemessen durch Fitnessparameter) und der Stickstoffkonzentration im Nährmedium der Pilze. In den Versuchen von Leonard (1984) veränderte sich die Fraßpräferenz von *F. candida* bei verändertem Stickstoffgehalt des Nährmediums der Pilze, ohne jedoch einen eindeutigen Trend aufzuweisen. Booth und Anderson (1979) beobachteten ein Ansteigen der Fitness von *F. candida* bei steigendem Stickstoffgehalt von 2 bis 200 ppm des Mediums bei zwei Pilzarten. Dieser Effekt war bei *Coriolus versicolor* deutlich stärker als bei *Hypholoma fasciculare*. Eventuell kam es hier zu einem Anstieg der Fasciculol-Synthese, für die Stickstoff benötigt wird. Bei 2000 ppm trat bei beiden Pilzen eine Hemmung ein.

Die Untersuchung des Gehaltes an Fettsäuren oder Proteinen in getesteten Myzelen ist wahrscheinlich eine bessere Methode als die der reinen Elementgehalte, um mögliche Beziehungen zwischen Nährwert und Fraßverhalten aufzudecken. Allerdings konnten Draheim und Larink (1995) und Haubert et al. (2004) ebenfalls keine eindeutigen Zusammenhänge zwischen Protein-, bzw. Fettsäuregehalt feststellen. Ein erhöhter Stickstoffgehalt im Medium führt wahrscheinlich zu besser verfügbarem Stickstoffgehalt im Myzel. Bei Unterschieden im reinen Elementgehalt zwischen verschiedenen Pilzarten kann der Stickstoff in physiologisch schwer verwertbaren Verbindungen vorliegen, was die beobachtete schlechte Korrelation erklären würde.

Nach dem Modell der optimalen Nahrungssuche (optimal foraging model, Stephens und Krebs, 1986) wird im Allgemeinen die Nahrung bevorzugt, die zur größten Fitness (Wachstum und erfolgreiche Vermehrung) führt (Klironomos et al. 1999). Zahlreiche Studien stellten Zusammenhänge zwischen Fraßpräferenz und Fitness der Collembolen fest. In den Experimenten von Chen et al. (1995) und Sadaka-Laulan et al. (1998) führten die bevorzugten Pilze im Allgemeinen auch zur größten Fitness. Ähnliches beobachteten auch Scheu und Simmerling (2004). In einem Experiment von Lartey et al. (1989) stimmten Fraßpräferenz und Gelegezahl für vier Pilzarten überein, ebenso wie in den Experimenten von Klironomos et al. (1992) und Moore et al. (1987), wobei hier nur drei Pilzarten untersucht wurden. Klironomos und Kendrick (1995) zeigten, dass die Präferenz von Saprophyten gegenüber Endomykorrhizapilzen mit der höheren Reproduktion übereinstimmt. Klironomos et al. (1999) beobachteten, dass mit Ausnahmen die bevorzugten Pilze auch die profitabelsten für die Fitness waren. Auch bei den Untersuchungen von Shaw (1988) gab es generelle Übereinstimmung zwischen Fraßpräferenz, Wachstum, Überlebensrate und Vermehrungsrate.

Chen et al. (1995) argumentierten, dass die Nahrungsqualität der entscheidende Faktor für die Nahrungswahl ist.

Trotz der allgemein guten Übereinstimmung zwischen Fraßpräferenz und Fitnessparametern in früheren Untersuchungen sind aus der Literatur auch zahlreiche Ausnahmen bekannt, die Ähnlichkeiten mit den Abweichungen in der vorliegenden Arbeit haben. Bei Klironomos et al. (1999) war der Pilz *Trichoderma harzianum* stärker bevorzugt als alle getesteten Endomykorrhizapilze, die relative und absolute Eizahl war jedoch gleich. In den Experimenten von Scheu und Simmerling (2004) war ein steriler dunkler Pilzstamm sehr und eine *Trichoderma*-Art mittelmäßig attraktiv, führten aber nur zu geringer Fitness. Sie beobachteten weiterhin eine Fehleinschätzung des Nährwertes eines Pilzes. Ein nicht Melanin bildender Stamm von *Aspergillus fumigatus* wurde wie der Wildtyp gemieden, führte aber im Gegensatz zum Wildtyp zu hohen Wachstumsraten und Eizahlen. Ein Basidiomycet wurde bei Sadaka-Laulan et al. (1998) von *Onychiurus sinensis* anhand des Geruchs fehleingeschätzt und bevorzugt, obwohl er zu geringer Fitness führte und eventuell giftig war. Auch bei den Untersuchungen von Shaw (1988) wurde eine Ausnahme bzw. eine Fehleinschätzung beobachtet. *Lactarius rufus* (scharfe Inhaltsstoffe) wurde gegenüber *Marasmius androsaceus* bevorzugt, obwohl die Überlebensrate deutlich geringer war. In den Untersuchungen von Klironomos et al. (1992) wurde *Trichoderma koningii* auf Balsamtannenstreu deutlich bevorzugt, führte jedoch zu geringer Fruchtbarkeit, *Trichoderma viride* auf Fichtenstreu wurde nie präferiert, führte aber zu hoher Fruchtbarkeit.

Eine mögliche Erklärung solcher Widersprüche zwischen Nahrungsauswahl und resultierender Fitness liegt in einem eventuell veränderten Gehalt an Nährstoffen oder anderen Metaboliten der Pilze in Abhängigkeit von den Wachstumsbedingungen *in vitro* im Vergleich zu natürlichen Substraten. Attraktive Pilzarten können ihren ursprünglich hohen Nährwert verlieren und ursprünglich gemiedene giftige Arten enthalten weniger abstoßende bzw. fitnessreduzierende Substanzen (Baumert et al. 1997; Bengtsson et al. 1988).

Eine andere Erklärung ist die Vermutung, dass die Collembolen für die Erkennung und Auswahl von Pilzarten bzw. für die Einschätzung des Nährwertes andere Stoffe nutzen als für die Ernährung tatsächlich wichtig sind (Scheu und Simmerling, 2004). Es ist bekannt, dass Collembolen anhand von flüchtigen Substanzen über den Geruch verschiedene Pilzarten unterscheiden (Bengtsson et al. 1988, 1991; Hedlund, 1995; Sadaka-Laulan et al. 1998). Dies könnte zu den beschriebenen Fehleinschätzungen des Nährwertes oder der Giftigkeit der Pilze bzw. zu den Abweichungen zwischen Fraßpräferenz und Nährwert auch in der vorliegenden Arbeit führen. Hier mag auch eine Begründung für die beobachtete bevorzugte Eiablage auf *P. croceum* und *T. triste* trotz der späteren hohen Mortalität der Jungtiere auf dem Myzel liegen. Eine mögliche Schutzfunktion für die Gelege durch die abstoßenden Eigenschaften der Pilze mag ebenfalls in Betracht kommen, ist aber spekulativ und durch keine weitere Studie unterstützt.

Berücksichtigt man den Einfluss des Agars auf die Gelegezahl sowie weitere wahrscheinlich methodisch bedingte Abweichungen, ist davon auszugehen, dass die Gelegezahl ein sehr

gutes Indiz für den Nährwert der Pilze darstellt, der nach den genannten morphologisch-physiologischen Eigenschaften ein wichtiges Kriterium für die Fraßpräferenz der Collembolen bildet. Es ist sehr wahrscheinlich, dass unter natürlichen Bedingungen die Fraßpräferenz eine Anpassung an den Nährwert der jeweiligen Pilze ist, und dass die Gründe für die teilweise starken Abweichungen in den Beobachtungen in den unnatürlichen Laborbedingungen liegen.

4.3.3 Einfluss einer Mischdiät auf die Fitness der Collembolen

Ein weiteres Ergebnis der vorliegenden Studie im Zusammenhang mit den eingangs aufgestellten Fragestellungen (Kapitel 1.2, Frage 3) ist die Beobachtung der Auswirkung einer Mischdiät auf die absolute Anzahl von Gelegen als Maß für die Fitness der Collembolen.

Allgemein wird vermutet, dass eine Mischdiät bei Generalisten zu einer erhöhten Fitness führt. Dafür gibt es zwei Hypothesen (Bernays et al. 1994): 1. Durch die Auswahl zwischen verschiedenen Nahrungsquellen kann die Aufnahme von Nährstoffen ausgeglichen und in der Zusammensetzung optimiert werden (Pulliam, 1975; Rapport, 1980). Außerdem kann die Nutzung verschiedener Nahrungsquellen die Versorgung insgesamt erhöhen (Bernays und Minkenberg, 1997; Hagele und Rowell-Rahier, 1999). 2. Eine vielseitige Nahrungsaufnahme kann die Konzentration von Giften aus einzelnen Nahrungsquellen in der gesamten Nahrungsmenge verringern (Bernays et al. 1994).

In den Experimenten von Scheu und Simmerling (2004) war eine Mischdiät in der Mehrzahl der Fälle von Vorteil. Bei der Verwendung von zwei verschiedenen Pilzarten erhöhte sich die Fitness der Versuchstiere im Vergleich zu Experimenten mit nur einem Pilz als einzige Nahrungsquelle, auch wenn dieser den höchsten Nährwert hatte. Allerdings wurde auch beobachtet, dass ein giftiger Pilz (*Penicillium* sp.) die Fitness insgesamt verringern kann, auch wenn ein Pilz mit hohem Nährwert ebenfalls zur Auswahl steht. Die Autoren kommen zu dem Schluss, dass zumindest die Aussage der ausgeglichenen Nährstoffaufnahme unterstützt werden kann.

In den vorliegenden Untersuchungen wurden in drei von sechs Kombinationen mit drei Pilzarten mehr Eier gelegt als in den jeweiligen Parallelen mit nur einer Pilzart (Kapitel 3.4.2). In der Kombination von *Suillus flavus*, *Piloderma croceum* und *Lactarius deliciosus* wurden zum Beispiel deutlich mehr Eier gelegt als bei den einzelnen Pilzmyzelen. Bei den anderen beiden Kombinationen ist der Unterschied zum Pilz mit dem jeweils höchsten Nährwert gering. Wahrscheinlich kommt es hier kaum zu positiven Ergänzungen. Bei der Kombination mit *Rhodocollybia butyracea*, *Hypholoma fasciculare* und *Piloderma croceum* kommt es zu einer fast 50% Abnahme der Gelegezahl im Vergleich zum einzelnen Pilz mit der höchsten Gelegezahl. Dies lässt sich mit der starken Präferenz für *H. fasciculare* sowohl im Versuch mit einem Pilz, als auch in der Kombination mit drei Pilzen und dem wahrscheinlich sehr geringen Nährwert des Pilzes, der aus der geringen absoluten Gelegezahl im einfachen Auswahlexperiment ersichtlich wird, erklären. Auf Grund einer vermuteten Fehleinschätzung fraßen die Collembolen verstärkt an diesem Pilz, was wie im Einzelversuch

zu sehr geringen Gelegezahlen führte. Der Agar kann, wie bereits diskutiert (Kapitel 4.3.2), als zusätzliche Nahrungsquelle das Ergebnis der Eiablage vor allem bei den einzelnen Pilzen verfälschen und zusätzlich erhöhen.

Geht man daher von geringeren Gelegezahlen im Einzelversuch aus, unterstützen die Beobachtungen die These, dass ein gemischtes Nahrungsangebot die Fitness von *F. candida* erhöht. Derartige Mischdiäten kommen den natürlichen Bedingungen deutlich näher, wo eine Vielzahl von verschiedenen Pilzarten ein Bodenvolumen durchwächst. Besonders für Experimente unter naturnahen Bedingungen ist die Verwendung verschiedener Pilzarten notwendig, um übertragbare und allgemein gültige Aussagen treffen zu können, wie am Beispiel der Unterscheidung zwischen Mykorrhizapilzen und Nicht-Mykorrhizapilzen bereits diskutiert (siehe 4.2.6).

4.3.4 Übertragung der Ergebnisse auf natürliche Systeme

Im Allgemeinen müssen Ergebnisse aus Laborversuchen bei der Übertragung auf natürliche Lebensräume bzw. deren Interpretation mit Vorsicht behandelt werden. In den durchgeführten Untersuchungen kann z.B. der Agar als künstliches Nährmedium die Ergebnisse im Vergleich zu natürlichen Substraten beeinflussen. Kaneda und Kaneko (2004) und Sadaka-Laulan et al. (1998) konnten zeigen, dass Collembolen Myzele unterschiedlich bevorzugten, wenn diese entweder auf Agar oder auf Eichenstreu bzw. an Kiefernwurzeln gewachsen sind. Leonard (1984) beobachtete, dass die Fraßpräferenz von *F. candida* wechselte, wenn die Pilzarten auf unterschiedlichen Medien bzw. als Flüssig- oder Festkultur kultiviert wurden. Auch bei den Untersuchungen von Klironomos et al. (1992) zeigten sich Unterschiede, wenn die Pilze auf verschiedenen Streuarten kultiviert wurden. In einem Experiment von Bengtsson et al. (1988) erhöhte sich bei *Mortierella isabellina* die Anzahl flüchtiger Verbindungen deutlich, wenn der Pilz auf sterilisiertem Boden anstatt auf Agar kultiviert wurde. Gleichzeitig wechselte die Attraktivität für *O. armatus* von *V. bulbillosum* zu *Mortierella isabellina*. Baumelt et al. (1997) konnten in Mykorrhizen von *Pisolithus tinctorius* deutlich höhere Konzentrationen von Triterpenen nachweisen als in Laborkulturen.

Bei Mykorrhizapilzen kommt hinzu, dass sich deren Aktivität und stoffliche Zusammensetzung in Assoziation mit dem Phytobionten ändern können, da sie einen Großteil der benötigten Kohlehydrate von der Pflanze erhalten (Söderström und Read, 1987). Fitter und Sanders (1992) vermuten, dass sich die Präferenz bzw. der Nährwert von Pilzen in Abhängigkeit vom Phytobionten ändern kann.

Andererseits beobachteten Hiol et al. (1994), dass sich die Fraßpräferenzen nicht änderten, wenn die getesteten Ektomykorrhizapilze auf Agar oder als Mykorrhiza an Kiefernwurzeln wachsen und in Experimenten von Brussaard (2001) wurde *S. bovinus* von Nematoden sogar nur gefressen, wenn die Hyphen von der Wurzel getrennt waren.

Auch das Alter des Myzels scheint, wie bereits erwähnt (Kapitel 4.2.5), für die Fraßpräferenz von Bedeutung zu sein. Kaneda und Kaneko (2004) beobachteten beispielsweise einen

bevorzugten Fraß an Hyphen von älteren Mykorrhizaspitzen. In den meisten Fraßexperimenten wurden aktiv wachsende Myzele verwendet, so dass oft eine Aussage diesbezüglich nicht möglich ist.

Des Weiteren ist nicht bekannt, ob der Fraß durch Collembolen oder deren bloße Anwesenheit die Synthese abwehrender Sekundärstoffe in den Myzelen induziert. Hedlund et al. (1991) beobachteten eine erhöhte Enzymproduktion von *Mortirella isabellina* als Reaktion auf den Fraß durch *Onychiurus armatus*, so dass eine Reaktion des Stoffwechsels der Pilze aufgrund von Fraßdruck möglich scheint. Hier sind weitere Forschungsarbeiten nötig, um eine mögliche physiologische Reaktion der Pilze auf Fraß zu untersuchen.

In der vorliegenden Untersuchung konnte gezeigt werden, dass einige als giftig bekannte Pilze (z.B. *Galerina marginata* und *Clitocybe phyllophila*) auch unter Laborbedingungen (reines Myzel auf Agar) bestimmte Stoffe bilden, die aus Fruchtkörpern bekannt sind und die Einfluss auf das Fraßverhalten haben. Es ist wahrscheinlich, dass das Myzel unter natürlichen Bedingungen diese Stoffe ebenfalls enthält, eventuell sogar in höheren Konzentrationen (Baumert et al. 1997). Des Weiteren konnte zumindest die im Labor beobachtete Präferenz für pigmentierte Pilzarten in natürlicheren Systemen mit Mykorrhizapilzen in Symbiose mit Eichenpflanzen bestätigt werden.

Aus dieser und früheren Untersuchungen ist zu schlussfolgern, dass eine Übertragung des beobachteten Fraßverhaltens auf natürliche Bedingungen grundsätzlich möglich ist, jedoch durch den Einfluss unterschiedlicher Laborbedingungen auf das Verhalten der Collembolen (Leonard 1984), vor allem des künstlichen Nährsubstrates, mit Abweichungen gerechnet werden muss.

4.3.5 Einflüsse der Pilzeigenschaften auf das Verhalten der Collembolen: Zusammenfassung

Die Auswertung der Ergebnisse der Fraßversuche und der Vergleich mit früheren Untersuchungen ergaben, dass Collembolen deutlich zwischen verschiedenen Pilzarten unterscheiden können. Trotz der Überlagerung mehrerer Faktoren wird deutlich, dass kristalline und andersartige Auflagerungen sehr wahrscheinlich eine fraßhemmende Wirkung auf *F. candida* besitzen, weshalb diese Pilzarten weniger bei der Nahrungsauswahl bevorzugt wurden. Es ist anzunehmen, dass besonders Rhizomorphen einiger Pilzarten durch solche Auflagerungen effektiv geschützt werden. Diese Erkenntnisse sind neu und sollte bei weiterführenden Versuchen beachtet werden.

Noch deutlicher war die fraßhemmende und zum Teil giftige Wirkung bestimmter Sekundärmetabolite auf *F. candida* und andere Collembolen, die in früheren Studien verwendet wurden. Die Wirkung dieser Inhaltsstoffe auf Collembolen wurde häufig vermutet, in dieser Arbeit konnte jedoch erstmalig der gemessene Gehalt bzw. das Fehlen solcher Inhaltsstoffe mit dem Fraßverhalten von Collembolen in Zusammenhang gebracht werden. Es wurde deutlich, dass nicht nur Fruchtkörper diese Stoffe zum Schutz vor Fraß enthalten, wie

in anderen Studien bereits beschrieben, sondern auch das Myzel selbst. Als zusätzlichen Aspekt konnte bestätigt werden, dass dunkel pigmentierte Pilze besonders bei der Nahrungswahl bevorzugt werden, auch wenn die Gründe dafür weiterhin unklar bleiben.

Des Weiteren wurde erstmalig ein größeres Artenspektrum von Ektomykorrhizapilzen und Nicht-Mykorrhizapilzen hinsichtlich ihrer Attraktivität als Nahrung untersucht und verglichen. Die Präferenz von Endomykorrhizapilzen im Vergleich zu saprotrophen Pilzen gilt als erwiesen, für Ektomykorrhizapilze lagen dazu kaum Erkenntnisse vor. Die Studie zeigte keine Unterschiede zwischen beiden Pilzgruppen hinsichtlich der Fraßpräferenz von *F. candida* unter den angegebenen Versuchsbedingungen. Allerdings kann hier z.B. die Abwesenheit des Pflanzenpartners das Ergebnis beeinflussen, was in weiterführenden Experimenten untersucht werden sollte. Eine Präferenz für eine der beiden Gruppen könnte starke Auswirkungen auf das Bodenökosystem haben.

Ein Einfluss des Gehaltes an Kohlenstoff und Stickstoff in den Myzelen auf die Fraßpräferenz zeichnete sich nicht ab. Die Auswirkung der Nahrungsqualität allgemein auf die Fraßpräferenz ist jedoch wahrscheinlich von Bedeutung und wurde zusammen mit der Eiablage diskutiert. Auch in Bezug auf das Eiablageverhalten der Collembolen gab es deutliche Unterschiede zwischen den Pilzarten. Ein deutlicher Zusammenhang zwischen der Ausbildung von Hyphenauflagerungen oder giftigen Inhaltsstoffen und der Eiablagepräferenz konnte nicht beobachtet werden. Hier gab es wahrscheinlich starke Überlagerungen mit der Vorliebe für Pilze mit Luftmyzel. Bei der Betrachtung der Fraßpräferenz und der absoluten Anzahl von Gelegen je Schale zeichnet sich ein positiver Zusammenhang ab, wenn man den Einfluss des Agars und eventuelle Fehleinschätzungen des Nährwertes seitens der Collembolen berücksichtigt. Demnach ist der Nährwert nach den bereits erwähnten morphologisch-physiologischen Eigenschaften ein wichtiger Parameter für die Nahrungsauswahl. Dies bestätigen auch frühere Untersuchungen. Allerdings kann sich der Nährwert der Myzele je nach verwendetem Substrat ändern, wodurch auch die Nahrungspräferenz beeinflusst wird. Auch deshalb sind weiterführende Experimente unter natürlicheren Bedingungen notwendig, um die Ergebnisse besser auf die Verhältnisse im Boden übertragen zu können.

Auf Grundlage der vorliegenden Untersuchung und der Ergebnisse vorhergegangener Studien lassen sich folgende Kernaussagen über die Einflüsse der Pilzeigenschaften auf das Verhalten der Collembolen treffen:

- Collembolen unterscheiden in ihrer Fraßpräferenz und ihrer Vorliebe für die Eiablage deutlich zwischen verschiedenen Pilzarten bzw. -stämmen (Kapitel 1.2, Frage 1).
- Collembolen bevorzugen dunkel pigmentierte Pilze als Nahrungsquelle und wahrscheinlich auch für die Eiablage (Kapitel 1.2, Frage 1).
- Die Ausbildung von Kristallen und anderen Auflagerungen auf Hyphenoberflächen hat eine fraßhemmende Wirkung auf die Collembolen (Kapitel 1.2, Frage 1).

- Giftige, unter Giftverdacht stehende sowie bitter oder scharf schmeckende sekundäre Inhaltsstoffe der Pilze wirken auf die Collembolen abstoßend und teilweise giftig und führen zu einem verringerten Fraß an diesen Myzelen. Die fraßhemmende Wirkung giftiger Inhaltsstoffe ist stärker als die der Hyphenauflagerungen (Kapitel 1.2, Frage 1).
- Es gibt Parallelen zwischen Fraßpräferenz und bevorzugter Eiablage. Eine Wirkung von Hyphenauflagerungen und Sekundärmetaboliten auf die Eiablagepräferenz ist in einzelnen Fällen deutlich, kann aber nicht verallgemeinert werden. Das Ergebnis kann durch die Myzelstruktur, die sich unter diesen künstlichen Laborbedingungen ausbildet, verfälscht werden (Kapitel 1.2, Frage 1).
- Zusammenhänge zwischen Fraßpräferenz und absoluter Gelegezahl sind wahrscheinlich, aber aufgrund der methodischen Rahmenbedingungen nur mit Einschränkungen zu beobachten. Bis auf Ausnahmen korrelieren in früheren Untersuchungen Fraßpräferenz, Nahrungsqualität und Fitnessparameter (Kapitel 1.2, Frage 2). Damit stellt die Nahrungsqualität nach den morphologisch-physiologischen Eigenschaften der Pilze ein Kriterium für die Nahrungspräferenz dar.
- Weitere Eigenschaften, wie die Myzelstruktur oder das C/N-Verhältnis, haben keinen signifikanten Einfluss auf das Verhalten der Collembolen und werden von den anderen Eigenschaften deutlich überlagert. Ausnahme ist die sich andeutende Präferenz von Pilzen mit Luftmyzel für die Eiablage (Kapitel 1.2, Frage 2).
- Aufgrund der starken Streuung innerhalb der einzelnen Pilzgruppen (besonders in der ohne besondere Eigenschaften) ist es wahrscheinlich, dass weitere nicht untersuchte Faktoren bzw. unbekannte Eigenschaften, wie der Gehalt weiterer Inhaltsstoffe, Einfluss auf das Fraßverhalten und die Fitness der Collembolen haben.
- Unterschiede zwischen Ektomykorrhizapilzen und Nicht-Mykorrhizapilzen bezüglich des Fraßverhaltens der Collembolen konnten nicht festgestellt werden (Kapitel 1.2, Frage 3).

4.4 Einfluss der Collembolen auf das Pilzwachstum

Nachdem die Wirkung verschiedener Eigenschaften von Pilzen auf das Verhalten der Collembolen betrachtet wurde, wird im Folgenden der Einfluss der Collembolen auf das Pilzwachstum anhand der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung und früherer Arbeiten diskutiert. In natürlicher Umgebung sind Pilzmyzele der interspezifischen Konkurrenz mit anderen Pilzen ausgesetzt. Neben der Konkurrenz um Raum und Nährstoffe kommt bei Mykorrhizapilzen noch die Konkurrenz um freie Wurzelspitzen hinzu. Warum dennoch eine Vielzahl von Bodenpilzen in einem Bodenvolumen parallel existieren, ist nicht vollständig geklärt. Ein Faktor hierfür kann der Einfluss von Collembolen durch ihr selektives Fraßverhalten darstellen (Kapitel 1.2, Frage 4 und 5).

Es gibt nur sehr wenige Untersuchungen, die Fraßpräferenz und Myzelwachstum kombiniert betrachten (Hiol et al. 1994; Newell, 1984a,b), da meist reines Myzel bzw.

ausgeschnittene Myzelblöcke verfüttert wurden (Klironomos et al. 1992, 1999; Moore et al. 1987; Sadaka-Laulan et al. 1998). Außerdem wurden die meisten Experimente auf Gips durchgeführt, was ein Weiterwachsen der Myzele unmöglich macht (Scheu und Simmerling, 2004, Shaw 1988). Weiterhin wurde oft nur ein sehr eingeschränktes Spektrum an Pilzarten, vorwiegend Saprophyten und Endomykorrhizapilze, untersucht, was generelle Aussagen erschwert. Durch die kombinierte Betrachtung des Fraßverhaltens von Collembolen und Myzelwachstum bei einer Vielzahl von Pilzen können die Ergebnisse dieser Arbeit zur Klärung ökologischer Fragen beitragen.

Durch das Untersuchungsdesign konnten neben dem Einfluss der Pilze auf das Verhalten der Collembolen auch umgekehrte Zusammenhänge untersucht werden, in wie weit das Fraßverhalten Auswirkungen auf das Pilzwachstum hat, ob einige Pilzarten Vorteile durch den Fraßdruck gewinnen und ob die Präferenzen der Collembolen dabei eine Rolle spielen.

4.4.1 Wachstum ohne Collembolen

Unter natürlichen Bedingungen gibt es große Unterschiede im Wachstum zwischen verschiedenen Pilzen. Auch in den vorliegenden Untersuchungen unterschieden sich die Pilzarten sehr stark (bis zum Faktor 10) in der Wachstumsgeschwindigkeit auf Agar.

Die in Kapitel 3.5.1 dargestellten Ergebnisse zeigen, dass Mykorrhizapilze insgesamt deutlich langsamer auf Agar wuchsen als die Saprophyten, obwohl die Mehrzahl der verwendeten Ektomykorrhizapilze zur Gruppe des „Long Distance Typ“ (Agerer, 2001) gehört bzw. unter natürlichen Bedingungen sehr viel extramatrikulares Myzel ausbildet (Agerer und Rambold, 2004–2008). Dies deutet auf ein relativ schnelles Wachstum hin und ist z.B. bei *Hebeloma sinapizans* und *Boletus erythropus* auch auf dem Agar sichtbar.

Ein möglicher Grund für das langsamere Wachstum der Ektomykorrhizapilze lag im Fehlen der jeweilige Pflanzenpartner in diesen Experimenten. Diese beeinflussen durch die Abgabe von Kohlehydraten (ca. ein Viertel der Photoassimilate: Fogel und Hunt, 1983; Setälä et al. 1999; Vogt et al. 1982) das Pilzwachstum wahrscheinlich positiv. Zwar können Ektomykorrhizapilze organisches Material zersetzen und die Nährstoffe nutzen (Redlack et al. 2001; Setälä, 2000), die saprotrophen Fähigkeiten sind aber wahrscheinlich deutlich geringer als bei reinen Saprophyten. Finlay et al. (1992) beobachteten beispielsweise eine teilweise schlechte Verwertung von Bovine serum albumin und anderer organischer Verbindungen. Der in dieser Arbeit zugegebene Malzextrakt ist wahrscheinlich für reine Saprophyten ebenfalls besser nutzbar. Dies sind vermutlich Gründe, warum die untersuchten Mykorrhizapilze in der Summe deutlich langsamer wuchsen als die Nicht-Mykorrhizapilze. Zur Klärung dieses Sachverhaltes sind in zukünftigen Experimenten die Verwendung natürlicherer Substrate und der Einbezug von Symbiosepartnern nötig.

Die verwendeten kristallbildenden Pilze wuchsen langsamer als die Pilze mit Fraßhemmstoffen oder Pilze ohne besondere Merkmale (Kapitel 3.5.1). Da sie ausnahmslos zu den Mykorrhizapilzen gehören, ist eine Trennung beider Faktoren kaum möglich. Die

Gruppe der giftigen Pilze und die Referenzgruppe ohne besondere Merkmale unterschieden sich kaum und zeigten ein breites Spektrum in ihrer Wachstumsgeschwindigkeit. Die Vermutung, dass abwehrstoffbildende Pilzarten einen Teil ihrer Ressourcen im Sekundärmetabolismus verbrauchen und dadurch langsamer wachsen (vermutet von Newell 1984a, b für *Mycena galopus*), kann aufgrund der hier dargestellten Ergebnisse nicht verallgemeinert, aber für einzelne Pilzarten (z.B. *Clitocybe phyllophila*) nicht ausgeschlossen werden.

4.4.2 Wachstum der Pilze unter dem Einfluss von Collembolen

Die Untersuchungen zeigten, dass das Pilzwachstum durch *F. candida* mehrheitlich, aber in unterschiedlichem Maße und nur teilweise signifikant gehemmt wurde (Kapitel 1.2, Frage 4). Die Spanne reicht von einer Halbierung der Wachstumsgeschwindigkeit unter Zugabe von *F. candida* bis zu einem leichten Anstieg (Kapitel 3.5.2). Eine eindeutige Induktion von Wachstum, die in anderen Untersuchungen beobachtet wurde (z.B. Ek et al. 1994 und Lussenhop, 1992), war nicht festzustellen.

In den vorliegenden Untersuchungen wurde unter dem Einfluss der Collembolen die Streuung der Wachstumsgeschwindigkeit der einzelnen Pilzarten kleiner. Die Differenz des Wachstums war mit dem ungestörten Wachstum schwach korreliert. Schnell wachsende Pilzarten reagierten demnach stärker auf den Fraß und es kam zu einer Angleichung der Wachstumsgeschwindigkeiten. Dabei zeigte *F. candida* leichte Präferenzen für schnell wachsende Pilzarten. Dennoch war die Verringerung des Wachstums unabhängig von der Fraßpräferenz, das heißt, eine stärkere Präferenz führte nicht unbedingt zu einer höheren Differenz im Wachstum. Dies zeigte sich auch innerhalb der Parallelen. Unterschiede in der Anzahl von Collembolen auf den Myzelen derselben Art korrelierten nicht mit Unterschieden im Myzelwachstum. Nur bei *Clitocybe nebularis* (Abb. 38) ist ein Trend erkennbar, dass mehr Collembolen auf dem Myzel das Wachstum stärker verlangsamen. Hier sind weitere Versuche mit einer steigenden Anzahl von Collembolen notwendig. Es ist zu vermuten, dass bei höherer Individuendichte die Zusammenhänge zwischen Fraßdruck und Pilzwachstum bzw. die Unterschiede zwischen den Pilzarten deutlicher hervortreten.

Die beobachtete stärkere Abnahme des Wachstums bei abwehrstoffbildenden Arten im Vergleich zu kristallbildenden und sonstigen Pilzen wurde vor allem durch die starke Abnahme bei *Xerula pudens* und *Agaricus xanthoderma* verursacht. Bei den anderen Arten dieser Gruppe kam es kaum zur Verringerung des Wachstums, was wahrscheinlich in der bereits geringen Wachstumsgeschwindigkeit im ungestörten Zustand begründet ist. Kristallbildende Pilze wurden von den Collembolen schwach negativ bis schwach positiv beeinflusst und könnten im Vergleich zu den anderen beiden Gruppen einen leichten Vorteil erfahren (Kapitel 3.5.3). Beim Vergleich zwischen Mykorrhiza- und Nicht-Mykorrhizapilzen ist zu erkennen, dass letztere im Trend stärker mit verringertem Wachstum auf die Collembolen reagierten, wodurch der anfängliche Unterschied zwischen beiden Gruppen geringer wurde. Nicht-Mykorrhizapilze scheinen demnach stärker im Wachstum gehemmt zu werden, wobei sich insgesamt die einzelnen Einflussfaktoren stark überlagern und eine

eindeutige Aussage erschweren. Hier sind weitere Versuche notwendig, in denen die einzelnen Faktoren durch eine veränderte Auswahl von Pilzarten, z.B. nur giftige und ungiftige Saprophyten mit gleichem Wachstum, besser isoliert werden können. Dazu bedarf es jedoch einer sehr viel breiteren Auswahl von Pilzarten.

Die Wirkung von Collembolen auf das Myzelwachstum scheint komplex und ist teilweise widersprüchlich. In früheren Untersuchungen wurden hemmende sowie stimulierende Wirkungen auf Wachstum, Respiration und Zersetzungsrate beobachtet (Bengtsson und Rundgren, 1983; Drift und Jansen, 1977; Hanlon, 1981; Ineson et al., 1982; Newell, 1984b). Hiol et al. (1994) beobachteten bei fünf getesteten Pilzarten vermindertes Wachstum nach Zugabe von *Proisotoma minuta*. Auch Bardgett et al. (1993a) beobachteten eine geringere Respiration bei überhöhten Collembolendichten.

Hanlon und Anderson (1979) dokumentierten bei *Coriolus versicolor* eine erhöhte Respiration bei geringer Collembolenzahl, die sich allerdings ebenso wie das Wachstum mit zunehmender Collembolenzahl verringerte. Laakso et al. (2000) zeigten eine Induktion von Myzelwachstum durch Milben und Nematoden. Hier regte die Beschädigung der Hyphen das Myzel zu einem verstärkten Wachstum an. Allerdings war eine solche Reaktion abhängig von der Zahl an Mikroarthropoden, die den Versuchen zugesetzt worden waren. Einen Anstieg der Respiration von über 100% dokumentierte auch Hanlon (1981), der jedoch stark von der Ernährungssituation der verwendeten Pilze abhing und unter Mangelbedingungen sogar negativ und ebenfalls abhängig vom Fraßdruck war. Ek et al. (1994) und Ineson et al. (1982) beobachteten ein verbessertes Wachstum von Pilzen bei Anwesenheit einer geringen Anzahl von Collembolen, bei erhöhtem Fraßdruck verringerte sich die pilzliche Biomasse jedoch deutlich. Durch periodische Zugabe von *Onychiurus armatus* wurde bei *Mortirella isabellina* ebenfalls ein verstärktes Wachstum und eine höhere Respiration induziert, wobei die dauerhafte Präsenz von Collembolen das Pilzwachstum hemmte (Bengtsson und Rundgren, 1983).

Bengtsson und Rundgren (1983) dokumentierten eine größere Gesamthyphenlänge in Bodenproben bei Anwesenheit von Collembolen und auch Lussenhop (1992) argumentiert, dass der Fraß von Hyphen die Respiration und das Wachstum stimuliert. Krivtsov et al. (2003) vermutet sogar überkompensierendes Wachstum von Pilzen als Folge von Fraß durch andere Bodenorganismen, wenn wenig Collembolen vorhanden sind.

Als weitere Reaktion der Pilze auf Fraß durch Collembolen beobachteten Hedlund et al. (1991) einen Wechsel in der Myzelmorphologie bei *Mortirella isabellina* vom normalen Modus zu einem schneller und fächerförmig wachsenden Myzel. Eine solche Reaktion konnte in den vorliegenden Versuchen nicht beobachtet werden.

Insgesamt war zu beobachten, dass der Fraß von Collembolen bei schnell wachsenden Pilzen zu einer stärkeren Wachstumsverringering führt als bei langsam wachsenden, wobei schnell wachsende Arten von den Collembolen etwas bevorzugt wurden (Kapitel 3.5.2). Dadurch kommt es zu einem Angleichen der Wachstumsgeschwindigkeiten. Mykorrhizapilze und

kristallbildende Pilze haben durch geringere Beeinträchtigung bzw. leichte Verstärkung des Wachstums leichte Vorteile gegenüber anderen Pilzen. Ob dies zu Konkurrenzvorteilen unter Fraßdruck führen kann, soll bei der kombinierten Betrachtung von Konkurrenz und Einfluss der Collembolen in Kapitel 4.4.5 diskutiert werden. Im Zusammenhang mit den Beobachtungen früherer Arbeiten lassen sich Aussagen über die Wirkung von Collembolen auf das Wachstum von Myzelen nur schwer verallgemeinern. Das Wachstum ist abhängig vom Fraßdruck, Substrat, Alter des Myzels und weiteren Faktoren. Bis zu einem gewissen Fraßdruck können Collembolen das Wachstum stimulieren, bei hohem Fraßdruck wird die Wirkung negativ. Eine bessere Ernährungssituation des Pilzes kann allerdings einen höheren Fraßdruck kompensieren.

4.4.3 Einfluss des Fraßortes auf Myzelwachstum und Mykorrhiza

Neben dem im vorherigen Kapitel beschriebenen Einfluss der pilzfressenden Bodenfauna auf das Myzelwachstum gibt es weitere Wirkmechanismen zwischen der Bodenfauna und den Pilzmyzelen im Boden. Der Ort des bevorzugten Fraßes (junge Wachstumszone oder ältere innere Bereiche der Myzele) kann vielerlei Auswirkungen auf das Myzelwachstum, die Funktionalität der Mykorrhiza und auf ökologische Prozesse haben (Fitter und Sanders 1992). Zu dieser Fragestellung gibt es nur wenige Berichte, da in vielen reinen Fraßexperimenten die Pilze nicht als wachsendes Myzel vorlagen und in komplexen Versuchsansätzen die Bestimmung des Fraßortes schwierig ist. In der Vorliegenden Untersuchung fraßen die Collembolen meist gleichmäßig am Myzel, wobei wie schon in Kapitel 4.2.5 diskutiert, die Myzele als insgesamt aktiv zu betrachten sind. In Ausnahmefällen war ein Fraß an der Myzelfront deutlich (*Tricholoma triste*), was das Pilzwachstum deutlich einschränkte.

Ein bevorzugtes Fressen an der Wachstumsfront würde das Pilzwachstum deutlich beeinflussen (erste mögliche Konsequenz laut Fitter und Sanders 1992). Klironomos und Kendrick (1996) beobachteten einen bevorzugten Fraß an dünneren Hyphen, die wahrscheinlich weiter von der Wurzel entfernt sind und vermuteten kaum negative Einflüsse auf die Mykorrhizasymbiose. Ein Fressen an älteren Myzelabschnitten nahe der Wurzel würde den Stofftransport zur Wurzel unterbrechen und so die Funktion der Symbiose besonders bei Explorationstypen (Agerer, 2001) mit weit reichendem Myzel bzw. mit Rhizomorphen stark beeinträchtigen (zweite mögliche Konsequenz laut Fitter und Sanders, 1992). Der Pilz könnte parasitisch werden (Gange, 2000; Fitter, 1985), da sich der Stofffluss einseitig zu Lasten der Wurzel verschiebt. Möglicherweise kommt in diesem Zusammenhang der verstärkten Ausbildung von Kristallen auf der Oberfläche von Rhizomorphen mancher Arten, z.B. *Rhizopogon roseolus* (Raidl und Agerer, 1998b), *Hysterangium stolonifereum* (Raidl und Agerer, 1998a) oder *Ramaria formosa* (Raidl, 2006) besondere Bedeutung als Fraßschutz zu, wie bereits in Kapitel 4.2.1 vermutet wurde.

Bei Endomykorrhizapilzen, die in noch stärkerem Maße von der Versorgung mit Kohlehydraten durch den Pflanzenpartner abhängig sind, könnte der Fraß nahe der Wurzel und somit die Unterbrechung der Versorgung des Myzels ebenfalls einschneidende Konsequenzen haben. Das abgetrennte Myzel könnte möglicherweise eingehen.

Andererseits beobachteten Kaneda und Kaneko (2004) einen bevorzugten Fraß an älteren und wahrscheinlich weniger vitalen Mykorrhizahyphen im Vergleich zu frischen Hyphen von *Pisolithus tinctorius* Mykorrhizen durch *F. candida*. In diesem Fall würden die Collembolen den Abbau und die Nährstoffrückgewinnung aus älteren weniger aktiven Mykorrhizen beschleunigen, was für die Pflanze letztendlich von Vorteil wäre. Ähnliches berichten auch Brussaard et al. (2001) für Nematoden, die eher an Myzelen fraßen, wenn diese von der Wurzelspitze abgetrennt waren.

Mit Rückblick auf frühere Arbeiten ist eine mögliche Bevorzugung von physiologisch aktivem oder inaktivem bzw. wurzelnahe oder peripherem Myzel für die Wirkung der Collembolen auf das Myzelwachstum, auf die Funktionalität der Mykorrhizasymbiose und für das Pflanzenwachstum von Bedeutung. Dieser Sachverhalt sollte bei zukünftigen Untersuchungen in Betracht gezogen werden.

4.4.4 Wachstum der Pilze unter interspezifischer Konkurrenz

Nachdem die Wirkung der Collembolen auf das Wachstum einzelner Myzele diskutiert wurde, soll im Folgenden der Einfluss konkurrierender Myzele auf das Pilzwachstum in den Versuchen mit drei Pilzen je Schale betrachtet werden (Kapitel 3.5.4). Im Anschluss (Kapitel 4.4.5) werden dann beide Faktoren kombiniert, um Aussagen über den Einfluss von Collembolen auf das Wachstum von Pilzen unter Konkurrenz zu treffen (Kapitel 1.2, Frage 4).

Durch die Konkurrenz verringerte sich das Wachstum aller Pilze (Ausnahme: *Hohenbuehelia geogenia*). Die Unterschiede zwischen den Pilzen wurden in der Summe geringer, die Pilze mit dem schnellsten Wachstum (z.B. *Hypholoma fasciculare*, *Clitocybe nebularis* und *Rhodocollybia butyracea*) wurden durch die Konkurrenz am stärksten gehemmt. Die Beobachtungen zeigten, dass Nicht-Mykorrhizapilze stärker in ihrem Wachstum beeinträchtigt wurden als Mykorrhizapilze. Dies ist jedoch hauptsächlich in ihrem stärkeren ungestörten Wachstum begründet, was eine deutlichere Hemmung unter Konkurrenz nach sich zieht.

Bei der Betrachtung der direkten Interaktionen zwischen Mykorrhizapilzen und saprotrophen Pilzen zeigte sich hingegen, dass in der Mehrzahl letztere als konkurrenzstärker hervortraten, indem sie die Mykorrhizapilze hemmten oder teilweise überwuchsen (Kapitel 3.5.4). Im Allgemeinen reichten die beobachteten Interaktionen zwischen den Myzelen vom Ineinanderwachsen über einseitige Hemmung bis zur beidseitigen Hemmung, was einer Blockade gleichkommt. Hier kam es teilweise zur Bildung eines Hofes, einer myzelfreien Zone zwischen den beteiligten Arten. Ähnliche Interaktionen beobachteten auch Shaw et al. (1995). Bei einigen der untersuchten Kombinationen kam es zum Wachstumsstop, ohne dass ein direkter Einfluss zu erkennen bzw. einem der beiden anderen Pilze zuzuordnen war.

Speziell die Ausbildung von myzelfreien Zonen lässt vermuten, dass allelopatische Effekte eine Rolle spielen, die wahrscheinlich auch unter natürlichen Bedingungen die Sukzession der

Pilzzönose beeinflussen. Von Ektomykorrhizapilzen ist bekannt, dass sie antibiotische bzw. pilzhemmende Substanzen produzieren (Brown, 1987; Schenck, 1981) und zumindest pflanzenpathogene Pilze hemmen können. Klironomos et al. (1992) vermuteten, dass einige Primärsaprophyten wie *Cladospodium* aus ähnlichen Gründen nur langsam durch Sekundärsaprophyten bei der Besiedelung von Streu verdrängt werden. In Topfexperimenten beobachteten Shaw et al. (1995) eine hemmende Wirkung des Saprophyten *Collybia maculata* auf die Mykorrhizierung durch *Paxillus involutus* und einen zumindest temporären Ausschluss eines Ektomykorrhizapilzes durch einen anderen. Auf Agar wurden Ektomykorrhizapilze sogar in allen Kombinationen durch Saprophyten gehemmt. Allerdings beobachtete Shaw auch stimulierende Einflüsse zwischen Ektomykorrhizapilzen. Auch Ek et al. (1994) beobachteten eine Hemmung von *P. involutus* in der Nähe von saprotrophen Myzelen.

Es gibt demnach zahlreiche unterschiedliche Arten von direkten Interaktionen zwischen verschiedenen Pilzarten, die wahrscheinlich in erster Linie von den jeweils beteiligten Arten abhängen. Zumindest auf Agar scheinen Mykorrhizapilze konkurrenzschwächer zu sein. Daraus ergibt sich die Frage, ob Collembolen durch den Fraß an Myzelen Einfluss auf diese Wechselwirkungen ausüben können.

4.4.5 Kombinierte Wirkung von Konkurrenz und Fraßdruck auf das Myzelwachstum

In den beschriebenen Ansätzen mit drei Pilzen je Platte und Zugabe von Collembolen führte die Kombination der verstärkt hemmenden Wirkung von Collembolen und der stärkere Einfluss der Konkurrenz bei schnell wachsenden Pilzarten nochmals zu einer Verringerung der Differenz zwischen den Wachstumsgeschwindigkeiten der einzelnen Pilze (Kapitel 3.5.5). Die Standardabweichung der Wachstumsgeschwindigkeiten der in den dreifachen Fraßexperimenten untersuchten Pilze sank nochmals auf einen Wert von 0,63 (1,08 bei einzelnen Pilzen mit Collembolen; 0,71 unter Konkurrenz ohne Collembolen). Auch bei der Betrachtung einzelner Kombinationen kam es in einigen Fällen zu einer deutlichen Angleichung der Wachstumsgeschwindigkeiten. Teilweise verloren Pilze mit ursprünglich starkem Wachstum ihre Dominanz und wuchsen in einigen Fällen sogar langsamer als ihre direkten Konkurrenten (*A. xanthoderma*, *G. marginata*, *H. sinapizans*, Abb. 45, Kapitel 3.5.5). Da das Wachstum der Pilze in den Kombinationen sehr stark von den jeweils beteiligten Pilzen abhängt, ist eine Verallgemeinerung der Beobachtungen allerdings nur schwer möglich.

Auf Grund des Datenmaterials lassen sich keine sicheren Aussagen über die Wirkung von Kristallen oder Abwehrstoffen auf die interspezifische Konkurrenz zwischen Pilzen unter Fraßdruck treffen (Kapitel 1.2, Frage 4). Auf der einen Seite wurde durch diese Studie gezeigt, dass die untersuchten Abwehrmechanismen - Hyphenauflagerungen und Sekundärmetabolite - zu einem verminderten Fraß führen (Kapitel 4.2.1 und 4.2.2). Für die Pilze mit Hyphenauflagerungen lässt sich dadurch ein Vorteil durch den Fraßdruck unter Konkurrenz vermuten, da das Wachstum im Vergleich zu anderen Pilzen weniger gehemmt

bzw. sogar etwas gefördert wurde. Auf der anderen Seite scheint die Wirkung des Fraßdruckes eher von der ungestörten Wachstumsgeschwindigkeit der Myzele abhängig zu sein als vom selektiven Fraßdruck, was eine Aussage über die Wirkung der fraßhemmenden Eigenschaften erschwert. Außerdem ist die Artenzahl gerade bei den kristallbildenden Pilzen zu gering für eine Verallgemeinerung und bei den Pilzen mit fraßhemmenden Inhaltsstoffen erschwert die große Variabilität im Hyphenwachstum eine Verallgemeinerung.

Ähnlich verhält es sich bei der Betrachtung von Mykorrhiza- und Nicht-Mykorrhizapilzen. Eine generelle Aussage über die Konkurrenzstärke von Mykorrhiza- und Nicht-Mykorrhizapilzen unter dem Einfluss von Collembolen lässt sich anhand des vorliegenden Datenmaterials nicht treffen. Auch hier ist der Einfluss der Collembolen wahrscheinlich zu einem hohen Anteil abhängig von der ungestörten Wachstumsgeschwindigkeit der Myzele (Kapitel 3.5.2), was sich mit dem Einfluss der Fraßpräferenz überschneidet.

Des Weiteren kann es unter natürlichen Bedingungen zu Verschiebungen der Verhältnisse kommen. Unter den Laborbedingungen konkurrieren alle Arten als reine Saprophyten um die gleichen Ressourcen, die relativ einfach verfügbar sind (Glukose und Malzextrakt im Agar). Es kommt zu keiner Einnieschung und Konkurrenzvermeidung (z.B. Cellulose- und Ligninzer-setzer). Außerdem werden Ektomykorrhizapilze zu einem erheblichen Teil durch den Baumpartner mit Kohlehydraten versorgt (laut Söderström und Read, 1987 erhält z.B. *Suillus luteus* 30% der Photoassimilate des Baumpartners), was zum einen das Wachstum fördern kann und zum anderen eine direkte Konkurrenz mit Saprophyten um diese Stoffgruppe verringert.

Dennoch lassen die Ergebnisse insgesamt erkennen, dass Collembolen durch ihre unterschiedliche Fraßpräferenz und Wirkung auf das Pilzwachstum die Zusammensetzung der Pilzzönose im Boden beeinflussen können, dass schnell wachsende und wahrscheinlich auch ursprünglich konkurrenzstarke Pilzarten wie *A. xanthoderma* und *H. sinapizans* zugunsten anderer Arten zurückgedrängt werden. Durch die Angleichung der Wachstumsgeschwindigkeiten können sich wahrscheinlich auch langsam wachsende Arten ausbreiten. Die Ergebnisse dieser Untersuchung lassen diesbezüglich aber noch keine eindeutige Aussage zu. Für eine weitere Untersuchung der Bedeutung fraßhemmender Eigenschaften für die interspezifischen Konkurrenzverhältnisse scheint es notwendig, in weiterführenden Experimenten Pilzarten mit gleicher Wachstumsgeschwindigkeit zu testen, die außerdem nur den Mykorrhizapilzen oder Saprophyten zählen.

4.4.6 Zusammenfassung der Einflüsse der Collembolen auf das Pilzwachstum unter Laborbedingungen

In den durchgeführten Experimenten wuchsen die einzelnen Pilzarten sehr unterschiedlich mit einer teilweise starken Streuung innerhalb der Gruppen. Pilze, die Kristalle oder Abwehrstoffe bilden, unterscheiden sich kaum von der Referenzgruppe. Die Unterscheidung zwischen Mykorrhiza und Nicht-Mykorrhizapilzen ist hier von größerer Bedeutung. Mykorrhizapilze wachsen langsamer als saprotrophe Pilze, was eventuell mit dem Fehlen des

Symbiosepartners zu begründen ist. Auch unter Konkurrenz sind unter den Versuchsbedingungen die Mykorrhizapilze den saprotrophen Pilzen in den meisten Fällen unterlegen. Insgesamt kommt es unter Konkurrenz zu einer Angleichung der Wachstumsgeschwindigkeiten der einzelnen Pilzarten, da schnell wachsende Arten stärker beeinträchtigt werden. Die Zugabe von Collembolen zu einzeln kultivierten Myzelen führt ebenfalls zu einer Angleichung des Wachstums, da schnell wachsende Pilze stärker auf den Fraßdruck reagieren. Die genannten Abwehrstrategien der Pilze scheinen keinen Vorteil für die Pilzarten zu bieten. Allerdings erschwert die Überlagerung dieses Parameters mit anderen Faktoren, wie der Wachstumsgeschwindigkeit und der ökofunktionelle Einteilung der Pilze, hierzu eindeutige Aussagen. In früheren Untersuchungen konnten fördernde und hemmende Einflüsse von Bodenarthropoden auf das Wachstum bzw. die physiologische Aktivität von Pilzmyzelen beobachtet werden, wobei die Individuenzahl eine entscheidende Rolle spielt. Durch die Zugabe von Collembolen können einige langsam wachsende Pilzarten in einer Konkurrenzsituation mit schneller wachsenden Pilzen Vorteile erzielen. Aus den Versuchen geht allerdings nicht eindeutig hervor, ob dabei die Ausbildung von Kristallen oder der Gehalt an fraßhemmenden Substanzen zu Konkurrenzvorteilen führt.

Anhand der vorliegenden Beobachtungen und der Ergebnisse früherer Untersuchungen lassen sich bezüglich der eingangs formulierten Fragestellung (Kapitel 1.2, Frage 4) folgende Schlüsse ziehen:

- Es gibt große Unterschiede zwischen den Wachstumsgeschwindigkeiten einzelner Pilzarten. Auf Agar wachsen Nicht-Mykorrhizapilze im Allgemeinen schneller als Mykorrhizapilze.
- Pilzarten reagieren in ihrer Wachstumsgeschwindigkeit sehr unterschiedlich auf den Fraß durch Collembolen. Bis auf Ausnahmen wurde das Wachstum gehemmt. Insgesamt verringern sich die Unterschiede zwischen den Pilzarten durch den Fraßdruck. Im Allgemeinen ist der Einfluss von Collembolen auf das Pilzwachstum nicht linear und abhängig von verschiedenen Parametern. Ein geringer Fraßdruck kann das Pilzwachstum und die Aktivität des Pilzes fördern.
- Auf den Agarplatten reagieren die Pilzarten unterschiedlich, aber im Allgemeinen mit langsamerem Wachstum auf die Konkurrenz mit anderen Myzelen. Es gibt Anzeichen, dass schnell wachsende Arten stärker gehemmt werden als langsam wachsende, wodurch sich die Wachstumsgeschwindigkeiten angleichen.
- Die Kombination von Konkurrenz und Fraßdruck führt zu einem weiteren Angleichen der Wachstumsgeschwindigkeiten, da schnell wachsende Pilzarten im Allgemeinen stärker gehemmt werden. In Einzelfällen haben die Collembolen starken Einfluss auf das Konkurrenzverhältnis. Andere Untersuchungen beobachteten deutliche Veränderungen und Umkehrungen der Konkurrenzverhältnisse zwischen einzelnen Arten aufgrund des selektiven Fraßdrucks.
- Aus den Beobachtungen der vorliegenden Arbeit und der Literatur geht nicht eindeutig hervor, ob fraßhemmende Eigenschaften einzelner Pilze Konkurrenzvorteile durch

selektiven Fraßdruck bewirken. Hier sind weitere Fallbeispiele notwendig, um Aussagen zu treffen.

4.5 Wechselwirkungen zwischen Bodenfauna, Bodenpilzen und weiteren Parametern im Gewächshausexperiment

Mit Hilfe der Gewächshausversuche, die auf den Laborexperimenten aufbauen, sollten die im Labor erzielten Ergebnisse und Überlegungen unter natürlicheren Bedingungen getestet werden. Zu den Untersuchungen der Wechselwirkung zwischen Bodenfauna und Bodenpilzen wurden auch mögliche Einflüsse auf das Pflanzenwachstum und den Streuabbau betrachtet.

4.5.1 Einfluss der Bodenfauna auf die Pilzpopulation

Unter natürlichen Bedingungen erreichen Collembolen, insbesondere auch die Art *F. candida*, hohe Individuendichten. Petersen und Luxton (1982) geben eine Dichte von 10^4 - 10^5 Individuen je m^2 an, Klironomos und Kendrick (1995) berichten von 90000 Individuen je m^2 bis zu einer Bodentiefe von 30 cm. In einem anderen Artikel (<http://www.geo.de/GEO/natur/oekologie/4564.html>) wird eine Dichte von 50000/ m^2 angegeben, Milben erreichen sogar Dichten von 400000 (Schneider et al. 2005) und 700000 (<http://www.geo.de/GEO/natur/oekologie/4564.html>). Die im Gewächshausexperiment ermittelte Anzahl von Arthropoden von 100 bis 150 (maximal 400) je Topf einer Dichten von 50000 bis 80000 (maximal 200000) je m^2 . Selbst bei einem Anteil der Art *F. candida* an der Gesamtartropodenanzahl von 50% (meißt aber deutlich darüber), lagen damit die Individuendichten in Größenordnungen, die mit natürlichen Bedingungen vergleichbar sind. Unter diesem Aspekt sind die im Folgenden diskutierten Ergebnisse von Relevanz für das Verständnis des Bodenökosystems.

Wie in Kapitel 3.6.7 dargestellt, hatte die Bodenfauna keinen generell erkennbaren Einfluss auf die Mykorrhizapilze. Im Trend zeichnete sich jedoch in einigen Gruppen eine negative Korrelation ab, was wahrscheinlich mit der Fraßaktivität der Bodenfauna und deren negativen Einfluss auf das Pilzwachstum zu begründen ist. Eine allgemeine Beeinträchtigung des Myzelwachstums wurde bereits in den Laborexperimenten beobachtet (Kapitel 3.5.2 und 4.4.2).

Über die Wirkung von Collembolen bzw. fungivorer Bodenfauna allgemein auf Mykorrhizapilze existieren bereits einige Untersuchungen, die jedoch ein geteiltes Bild geben. Nach Fitter und Sanders (1992) hat der Fraß von Collembolen an Mykorrhizapilzen drei mögliche Konsequenzen für die Pilze: 1. Der Fraß verringert das Wachstum von extramatrikularem Myzel. 2. Der Fraß kann das externe Myzel vom internen bzw. vom Mantel trennen. 3. Der Fraß stimuliert das Wachstum.

Krivtsov et al. (2003) vermuteten, dass der Einfluss von Collembolen auf die Ektomykorrhizagemeinschaft positiv oder negativ ausfallen kann, wahrscheinlich nicht linear ist und von vielfältigen Bedingungen abhängt. Ek et al. (1994) beobachteten in

Topfexperimenten eine verstärkte Ausbildung von extramatrikularem Myzel bei *Paxillus involutus* bei einer geringen Collembolendichte, eine hohe Dichte reduzierte das extramatrikulare Myzel. Andererseits führte in den Experimenten von Setälä et al. (1997) die Zugabe einer komplexen Bodenfauna zu einer Verringerung der Menge an Ektomykorrhizapilzen. Auch Hiol et al. (1994) beobachteten eine Reduktion der Mykorrhizierungsrate durch Collembolen in Container-Versuchen mit einer Kiefernart und mehreren Ektomykorrhiza-Pilzarten, die jedoch nicht differenziert betrachtet wurden. Außerdem enthielten die Systeme keine saprotrophen Pilze.

Die beobachtete negative Korrelation zwischen der Zahl von Arthropoden und dem Anteil dunkel pigmentierten Mykorrhizen (*Cenococcum geophilum*) in den vorliegenden Versuchen zeigte, dass neben der allgemeinen Betrachtung der Mykorrhizierung eine differenzierte Betrachtung der einzelnen Arten notwendig ist. Der Einfluss der mykophagen Fauna auf die Mykorrhizierung variiert ja nach Pilzart. Des Weiteren macht die Beobachtung deutlich, dass Collembolen die Zusammensetzung der Pilzgemeinschaft bzw. die Konkurrenzverhältnisse zwischen einzelnen Pilzarten beeinflussen können (Kapitel 1.2, Frage 4 und 5). Der sinkende Anteil von *Cenococcum geophilum* im Vergleich zu *Boletus erythropus* bei steigendem Fraßdruck bestätigt die Ergebnisse aus den Laborexperimenten, dass Collembolen bevorzugt an dieser Pilzgruppe fressen (Kapitel 1.2 Frage 1 und Kapitel 4.2.3). Damit beeinträchtigen sie deren Wachstum und verringern im Vergleich zu den anderen Mykorrhizapilzen auch deren Konkurrenzstärke (1.2, Frage 4 und 5, Kapitel 4.4.5), was den geringeren Anteil erklärt. Da viele verschiedene Ektomykorrhizapilze mit einer Pflanze assoziiert und verschiedenen mykorrhizierte Wurzelspitzen an einem relativ kleinen Wurzelabschnitt liegen können (Gebhardt, 2005), ist der Einfluss der mykophagen Bodenfauna auf die Zusammensetzung dieser Pilzgemeinschaft von Bedeutung.

Saprotrophe Pilze und Ektomykorrhizapilze können in enger Nachbarschaft vorkommen (Shaw et al. 1995), wodurch sich Wechselwirkungen und Konkurrenzverhältnisse ergeben, die von Collembolen beeinflusst werden können. Im Vorfeld dieser Untersuchung wurde ein positiver Einfluss der Collembolen auf die Mykorrhizapilze unter Zugabe von Saprophyten vermutet, da die Tiere möglicherweise verstärkt an den Saprophyten und nicht an den ECM fressen. Durch die teilweise ungewollte Anwesenheit von ECM und vermutlich auch von Saprophyten in der Mehrzahl der Ansätze des Gewächshausexperiments konnten die Faktoren nicht getrennt werden, wodurch eine Aussage zu diesem Aspekt nicht möglich ist.

Aus der Literatur ist relativ wenig bekannt über den Einfluss von Collembolen auf die Wechselwirkungen zwischen Ektomykorrhizapilzen untereinander und mit Saprophyten. Shaw (1985, 1988) beobachtete eine differenzierte Präferenz und zum Teil eine Bevorzugung von Ektomykorrhizapilzen gegenüber Saprophyten in seinen Fraßexperimenten mit gemischtem Artenspektrum. Er vermutete weitreichende Konsequenzen für Bodenökosysteme bei generell verstärktem Fraß an Ektomykorrhizapilzen. In einem anderen Versuch zeigten sich jedoch keine Veränderungen der Mykorrhizierung in Abhängigkeit mykophager Bodenfauna bei gleichzeitiger Anwesenheit saprotropher Pilzarten (Setälä, 2000). Auch in den hier durchgeführten Laborexperimenten konnte keine eindeutige Präferenz für eine der

beiden Gruppen beobachtet werden (Kapitel 4.2.6). Dennoch besteht hier Forschungsbedarf, denn eine generelle Unterscheidung beider Gruppen durch Collembolen und andere fungivore Arten könnte großen Einfluss auf das Verhältnis der Abundanzen beider Gruppen, auf das Funktionieren der Mykorrhizasymbiose und auf den Stofffluss im Boden und letztendlich auf das Pflanzenwachstum haben.

Im Gegensatz zu den Ektomykorrhizapilzen gibt es bereits zahlreiche Untersuchungen zum Einfluss von Collembolen auf Endomykorrhizapilze, die von Gange (2000) und Krivtsov et al. (2003) gut zusammengefasst sind und hier kurz angesprochen werden sollen. Ein Großteil früherer Untersuchungen, die oft sehr einfach gestaltet waren und außer Endomykorrhizapilzen keine anderen Pilzarten beinhalteten, stellte fest, dass Collembolen eher hemmend (Warnock et al. 1982) oder zumindest nicht linear auf Endomykorrhizapilze wirken (Bakonyi et al. 2002; Finlay, 1985; Harris und Boerner, 1990), was entweder zu besserem oder schlechterem Pflanzenwachstum führte.

Erst in neueren Untersuchungen, die neben Endomykorrhizapilzen auch Saprophyten mit einbezogen, wurde festgestellt, dass Collembolen fast ausschließlich an den Nicht-Mykorrhizapilzen fressen, wenn die Auswahl besteht. Es kam durch Collembolen zu einer starken Veränderung der Interaktionen zwischen beiden Pilzgruppen. Manche Saprophyten wurden durch die Mykorrhizapilze gehemmt und manche gefördert. Diese Unterschiede wurden durch Collembolen noch verstärkt und die Nährstoffverfügbarkeit teilweise verbessert. Insgesamt wird von den meisten Autoren eine neutrale bis positive Wirkung des Fraßdrucks auf die Endomykorrhizapilze vermutet (Gange, 2000; Klironomos und Kendrick, 1995; 1996; Klironomos et al. 1999; Tiunov und Scheu, 2005).

Über den Einfluss von Collembolen auf die interspezifische Konkurrenz in rein saprotrophen Pilzgemeinschaften existieren bereits einige Untersuchungen (Klironomos, 1992; Nevell, 1984 a,b; Parkinson et al. 1979; Sadaka-Laulan et al. 1998; Scheu und Simmerling, 2004; Visser und Whittaker, 1977; Visser et al. 1981). Diese deuten auf eine teilweise sehr starke Veränderung der Pilzzönose hin. Der selektive Fraß kann Konkurrenzverhältnisse entweder verstärken oder sogar umkehren. In Untersuchungen von Newell (1984a,b), Parkinson et al. (1979) und Visser und Whittaker (1977) veränderten Collembolen die Konkurrenz- bzw. Dominanzverhältnisse in einer Zersetzergemeinschaft. In Laborversuchen erlangte ein eventuell giftiger Basidiomycet durch den bevorzugten Fraß von *Onychiurus subtenuis* an einem konkurrierenden dunklen Pilz Konkurrenzvorteile. Allerdings war der Basidiomycet auch ohne Collembolen schon stärker im Wachstum. Unter natürlichen Bedingungen hingegen verloren die pigmentierten Pilzarten ihre Dominanz mit einsetzender Aktivität der Collembolen. Der Effekt des selektiven Fraßes war stärker als unter Laborbedingungen und führte insgesamt zu einer Verstärkung bzw. Umkehr von Konkurrenzverhältnissen.

Newell (1984a,b) beobachtete zusätzlich, dass sich die Abundanzen von zwei Bodenpilzen aufgrund der räumlichen Verteilung von Collembolen ändern. Die bevorzugte und normalerweise dominante Pilzart *Marasmius androsaceus* wurde durch *Onychiurus latus* in den L-Horizont gedrängt, wo die Collembolenart weniger abundant ist. Im F1-Horizont

konnte sich die weniger dominante und weniger bevorzugte Art *Mycena galopus* ausbreiten. Klironomos et al. (1992) beobachteten einen verstärkten Fraß an Primärsaprophyten (z.B. *Cladosporium* spp. und *Epicoccum purpurascens*) auf frischem Nadelstreu und eine schnellere Verdrängung durch sekundäre Saprophyten. Außerdem werden pigmentierte Pilzarten durch einen bevorzugten Fraß schneller durch nicht-pigmentierte ersetzt. Der selektive Fraß der Collembolen kann zu einer beschleunigten Sukzession von Pilzen führen bzw. die Zusammensetzung der Pilzgemeinschaft verändern.

Ein weiterer Aspekt, der hier nur kurz angesprochen werden soll, ist die Interaktion zwischen pflanzenpathogenen Pilzen und Collembolen. Sabatini und Innocenti (2001) sowie Sabatini et al. (2002) dokumentierten ein verringertes Auftreten einer durch *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* und *Fusarium culmorum* verursachten Krankheit an Weizen durch die Fraßaktivität von Collembolen, was durch den antagonistisch wirkenden Pilz *Trichoderma harzianum* noch verstärkt wurde. Auch bei der biologischen Kontrolle von *Rhizoctonia solani* verstärkte die Fraßaktivität der Collembolen die antagonistische Wirkung der eingesetzten Pilze (Lartey et al. 1994).

Im Zusammenhang mit den Ergebnissen früherer Studien lässt sich verallgemeinern, dass die Wirkung der Bodenfauna auf die Mykorrhizapilze nicht linear ist und von der Individuendichte abhängt, wie schon bei dem Einfluss auf das allgemeine Pilzwachstum diskutiert wurde (siehe Kapitel 4.4.2). Eine geringe Dichte hat wahrscheinlich eine fördernde Wirkung, eine hohe Dichte eher einen negativen Einfluss. Die vorliegenden Untersuchungen unterstützen die Vermutung, dass Collembolen großen Einfluss auf die Zusammensetzung der Pilzgemeinschaft haben können. Die Untersuchungen deuten darauf hin, dass langsam wachsende Ektomykorrhizapilze bei einer Kombination von Fraßdruck und Konkurrenz Vorteile erzielen (Kapitel 3.5.2, 3.5.5, 4.4.2 und 4.4.5). Dabei sind die jeweils beteiligten Arten und die Komplexität des Systems wahrscheinlich ebenfalls entscheidend für die Effekte der Arthropoden. Insgesamt bestätigen die Ergebnisse der vorliegenden Studie bzw. früherer Arbeiten den Einfluss von Collembolen auf die Zusammensetzung der Pilzzönose im Boden, der im Allgemeinen auf eine Präferenz für bestimmte Pilzarten als Nahrungsquelle zurückzuführen ist. Zur abschließenden Klärung des Einflusses der Bodenfauna auf die Wechselwirkungen zwischen Ektomykorrhizapilzen und Saprophyten und der Wirkung von fraßhemmenden Eigenschaften auf die Konkurrenzverhältnisse sind weitere Untersuchungen unter komplexen Bedingungen unter Einbezug eines Symbiosepartners notwendig.

4.5.2 Zusammenhang zwischen Mykorrhizierung und Pflanzenwachstum

In den vorliegenden Untersuchungen sind Wurzelmasse und Sprossmasse in der Regel signifikant miteinander korreliert, mit steigender Wurzelmasse nahm auch die Sprossmasse zu. Die Ressourcenverteilung erfolgte jedoch unsymmetrisch zu Gunsten der Wurzelmasse, da diese prozentual bei steigender Gesamt- und Wurzeltrockenmasse zunahm (Korrelation zwischen Gesamttrockenmasse bzw. Wurzeltrockenmasse und prozentualer Wurzeltrockenmasse, Tabelle 20 im Anhang). Dies lässt schließen, dass die Jungpflanzen anteilmäßig mehr Ressourcen in das Wurzelwachstum investieren.

Wie in Kapitel 3.6.6 gezeigt, ist die Gesamttrockenmasse der Pflanze mit der absoluten Anzahl mykorrhizierter Wurzelspitzen signifikant korreliert, was vor allem in der Korrelation mit der Wurzeltrockenmasse begründet ist, da die Sprossmasse allein nicht mit der Mykorrhizierung korreliert ist. Die schwache positive Korrelation zwischen der Mykorrhizaanzahl und der prozentualen Wurzelmasse ergibt sich wahrscheinlich aus den zuvor beschriebenen Zusammenhängen. Zwischen dem Mykorrhizierungsgrad und dem Pflanzenwachstum gibt es keine Zusammenhänge, abgesehen von einer positiven Korrelation mit der Gesamt- und Wurzeltrockenmasse innerhalb einiger Gruppen und einer schwachen, aber dennoch signifikant positiven Korrelation mit der prozentualen Wurzelmasse. Wie die Ergebnisse aus einigen Gruppen (MySapColl und zum Teil auch SapColl) zeigten, ist die Mykorrhizierung bei stärker werdendem positiven Einfluss auf das gesamte Pflanzenwachstum auch positiv mit dem Sprosswachstum korreliert. Daraus ergeben sich zwei mögliche Erklärungsansätze. Einerseits lässt sich vermuten, dass die Mykorrhizierung einen positiven Einfluss auf das gesamte Pflanzenwachstum hat, aber bis zu einem gewissen Grad das Wachstum einseitig zu Gunsten des Wurzelwachstums fördert und das oberirdische Wachstum dadurch zumindest relativ im Vergleich zum Wurzelwachstum eher gehemmt wird. Erst ab einer bestimmten Größe der Pflanze, wenn die Wurzeln und die Mykorrhizierung ausreichend ausgebildet sind, wird auch das oberirdische Wachstum positiv beeinflusst. Andererseits besteht die Möglichkeit, dass eine größere Pflanze, die prozentual mehr Wurzelmasse besitzt, mehr Ressourcen in die Mykorrhizapilze investieren kann, was zu höherer absoluter und prozentualer Mykorrhizierung führt.

Insgesamt lässt sich jedoch aus diesen Beobachtungen schließen, dass die Jungpflanzen ihre Ressourcen anfangs hauptsächlich in das Wurzelwachstum investieren, was förderlich für die Mykorrhizierung ist. Im Gegensatz dazu beobachteten Ek et al. (1994) ein verstärktes oberirdisches Wachstum bei mykorrhizierten Pflanzen im Vergleich zu nicht mykorrhizierten. Bei der Wirkung von Mykorrhizapilzen auf das Pflanzenwachstum sind zwei wesentliche, in entgegengesetzter Richtung wirkende Prozesse zu berücksichtigen:

i. ein positiver Effekt durch die bessere Nährstoff- und Wasserversorgung und eine allgemeine Erhöhung der Photosyntheserate

ii. ein negativer Effekt durch die Abgabe von Photoassimilaten von der Pflanze an das Myzel

i. Allgemein wird angenommen, dass mykorrhizierte Pflanzen einen Wachstumsvorteil vor allem unter nährstoffarmen Bedingungen (Abuzinadah und Read, 1986c; Aikio und Ruotsalainen, 2002) und unter Trockenstress (z.B. Garbaye und Churin, 1997) aus der Symbiose ziehen. Es wurde beobachtet, dass Mykorrhiza die Photosyntheserate des Baumes und die Nährstoffversorgung, z.B. mit Stickstoff und Phosphat, erhöhen (Ekblad et al. 1995; Jones et al. 1991; MacFall et al. 1989; Nylund und Wallander, 1989; Setälä, 2000). Die Menge an gebildetem Myzel hängt von vielen Faktoren (Pilzart, Pflanzenart, Nährstoffangebot, Lichtverhältnisse) ab (Colpaert et al. 1992). Vor allem unter nährstoffarmen Bedingungen, besonders unter Phosphatmangel (Ekblad et al. 1995), aber auch Stickstoffmangel (Nylund und Wallander, 1989), kommt es zu einer verstärkten

Ausbildung von Mykorrhizen und Myzelwachstum und einem daraus resultierenden Wachstumsvorteil für die Pflanze.

Bodenpilze inklusive Ektomykorrhizapilze sind durch ihre extrazellulären hydrolytischen Enzyme (Chalot und Brun, 1998; Redlack et al. 2001; Setälä, 2000) maßgeblich an der Zersetzung organischer Substanz im Boden beteiligt. Außerdem können sie Nährelemente aus mineralischen Bodenbestandteilen lösen (Arocena und Glowa, 2000; Chalot et al. 2002; Landeweert et al. 2001; van Breemen et al. 2000) und so die Verfügbarkeit von Mineralstoffen verbessern (Joner und Johansen, 2000). Die dabei freigesetzten organischen Verbindungen, z. B. Peptide und Proteine (Abuzinadah und Read, 1986a) und mineralischen Nährstoffe werden, zumindest teilweise, der Pflanze zur Verfügung gestellt (Abuzinadah und Read, 1986c, Finlay et al. 1989, 1992; Perez-Moreno und Read, 2000).

ii. Andererseits kann ein stark ausgeprägtes Myzel das Wachstum der Pflanze durch den Entzug eines hohen Anteils der Photoassimilate (Colpaert et al. 1992; Fogel und Hunt 1983; Miller et al. 1989 Vogt et al. 1982; Wallander et al. 1997b) verringern. Die erhaltenen Photoassimilate werden umgewandelt und teilweise festgelegt (Sylvia et al. 2005). Es wird allgemein vermutet, dass mykorrhizierte Pflanzen dem Boden mehr Kohlenhydrate zuführen als nicht-mykorrhizierte Pflanzen (Ekblad et al. 1995; Setälä 2000; Söderström und Read, 1987). Fogel und Hunt (1983) schätzten den Rückfluss von organischen Stoffen durch die Feinwurzeln und Mykorrhiza auf ca. 80% des gesamten Rückflusses und die Investition in Feinwurzeln und Mykorrhiza auf 73% der Netto-Primärproduktion. Setälä et al. (1997) geben eine Spanne von 7 bis 60% an. Ähnlich hoch lag der geschätzte Rückfluss bei Stickstoff und Phosphor. Vogt et al. (1982) sprechen von 45% bei jungen Kiefernforsten und 75% bei älteren.

Anhand der Beobachtungen ist anzunehmen, dass zwischen Mykorrhizierung und dem allgemeinen Pflanzenwachstum insgesamt positive Einflüsse vorlagen, dass das Sprosswachstum aufgrund des verstärkten Wurzel- und Mykorrhizaentwicklung und dem damit verbundenen Stofffluss jedoch gehemmt wurde. In späteren Entwicklungsphasen (nach ausreichender Entwicklung von Wurzel und Mykorrhiza) ist auch von einem positiven Einfluss auf das Sprosswachstum auszugehen.

4.5.3 Einfluss der Bodenfauna auf das Pflanzenwachstum und andere Parameter

Wie bereits erwähnt, haben Collembolen wahrscheinlich einen nicht-linearen Einfluss auf Wachstum und Aktivität der Pilze, der bei geringem Fraßdruck positiv ist und sich mit zunehmender Anzahl von Collembolen negativ auswirkt (Kapitel 4.5.1). EK et al. (1994), Harris und Boerner (1990) und Setälä (1995) vermuten, dass Collembolen direkt oder indirekt durch den Fraß an Myzelen das Pflanzenwachstum beeinflussen können.

In den vorliegenden Experimenten konnte insgesamt keine deutliche Abhängigkeit des Pflanzenwachstums von der Bodenfauna beobachtet werden. In einzelnen Ansätzen deuten die Ergebnisse auf einen positiven, in anderen auf einen negativen Einfluss hin (Kapitel

3.6.7). Einerseits kann ein negativer Einfluss durch die Kombination des ebenfalls beobachteten negativen Einfluss der Bodenfauna auf die Mykorrhizierung (Kapitel 4.5.1) und des positiven Einfluss der Mykorrhizierung auf das Pflanzenwachstum (Kapitel 4.5.2) erklärt werden. Durch den Fraß am Myzel verringern sich das Wachstum und die Abundanz der Pilze und möglicherweise dadurch deren streuzersetzende Aktivität und die Abgabe von Nährstoffen an die Pflanze. Andererseits kann ein negativer Einfluss der Bodenfauna auf das Myzelwachstum (siehe Kapitel 4.5.1) den Abfluss von Photoassimilaten aus der Pflanze verringern (Kapitel 4.5.2), was das Pflanzenwachstum besonders in der Anfangsphase fördern könnte. Eine positive Wirkung der Collembolen auf das Pflanzenwachstum kann auch mit einer verstärkten Freisetzung der in den Myzelen festgelegten Nährstoffe (Bengtsson et al. 1988b; Ek et al. 1994; Filser 2002; Ineson et al. 1982; Ingham et al. 1985; Krivtsov et al. 2003; Moore et al. 1988; Setälä und Huhta, 1991, van der Drift und Jansen, 1977 und Visser, 1985) oder durch die Aufhebung einer Biostase inaktiver Myzele durch die Collembolen erklärt werden (Butcher et al. 1971; Hanlon 1981). Neben einer direkten Förderung des Pflanzenwachstums kann die Freisetzung von Nährstoffen aus den Myzelen unter Umständen die Zersetzung von Rohhumos beschleunigen (Witkamp et al. 1966), da Mikroorganismen für die Zersetzung von komplexen Kohlenstoffverbindungen von anorganischen Nährstoffen abhängen („Gadgil-Effekt“, Gadgil und Gadgil, 1975; Harley und Smith 1983) die besonders unter nährstoffarmen Bedingungen limitierend sein können.

Um weitere Informationen über die Wechselwirkungen zwischen Mykorrhizapilzen, Pflanzen und Bodenfauna und die ablaufenden Prozesse zu erhalten, wurde der Gehalt an organischem Kohlenstoff analysiert. Auf Grund der im Großteil der Ansätze aufgetretenen Mykorrhizierung und dem Auftreten von Bodenfauna und wahrscheinlich auch saprotrophen Pilzen, die ebenfalls Einfluss auf diese Prozesse ausüben, ist eine isolierte Betrachtung der Prozesse, wie ursprünglich geplant, nicht möglich. Zwischen Mykorrhizierung und dem Gehalt an organischem Kohlenstoff im Substrat konnte in den vorliegenden Versuchen keine Korrelation festgestellt werden. Auch zwischen der Bodenfauna und der Streuzersetzungsrate konnten keine eindeutigen Zusammenhänge gefunden werden. Es ist davon auszugehen, dass ein möglicher positiver Effekt durch den Eintrag von Kohlenstoff durch das Myzelwachstum der Mykorrhizapilze und ein negativer Effekt durch die streuzersetzenden Aktivitäten bzw. durch den Fraß der Collembolen am Myzel sich überlagern und ausgleichen.

Verschiedene Aspekte dieses komplexen Wirkungsgefüges wurden bereits in früheren Arbeiten untersucht. Ein geringer Fraßdruck erhöhte in den Versuchen von Ek et al. (1994) die Stickstoffversorgung der Pflanzen durch erhöhte N-Aufnahme durch den Mykorrhizapilz *P. involutus*. Andererseits wurde der positive Effekt der Mykorrhiza auf das Pflanzenwachstum bei anderen Pflanzen durch die Zugabe von Collembolen wieder aufgehoben. Vermutlich wurde die erhöhte Abgabe von Kohlehydraten an den verstärkt wachsenden Pilz nicht durch verbesserte Nährstoffaufnahme kompensiert. Auch Setälä (1997) beobachtete ein besseres Pflanzenwachstum durch gut ausgebildete Mykorrhizen unter stickstoffarmen Bedingungen. Starker Fraß durch Collembolen hemmte unter diesen Bedingungen das Pflanzenwachstum stärker als bei hohem Stickstoffgehalt. In späteren Versuchen beobachtete Setälä (2000) eine Reduzierung des positiven Effektes von

Mykorrhizapilzen durch Collembolen. Auch in den Versuchen von Warnock et al. (1982) wuchsen mykorrhizierte Lauchpflanzen besser als unmykorrhizierte. Die Zugabe von Collembolen hob den Effekt fast auf. Es wurde vermutet, dass der Fraß an externen Hyphen die Effektivität der Mykorrhiza und vor allem die Phosphatversorgung der Pflanzen verringerte. Finlay (1985) stellte fest, dass bei geringer Collembolenzahl die Phosphorversorgung der Pflanzen besser war als bei hoher Individuenzahl.

Hanlon und Anderson (1979), Ineson et al. (1982), Petersen (2002), Filser (2002) und Krivtsov et al. (2003) vermuten einerseits einen direkten negativen Einfluss von Collembolen auf das Pilzwachstum allgemein. Auf der anderen Seite hielt sie aber eine positive Wirkung auf Endomykorrhizapilze und auf das Pflanzenwachstum durch den indirekten Effekt des Nährstoffrecyclings durch den Fraß an Myzelen in komplexen multitrophen Vernetzungen für Wahrscheinlich. Diese Wirkung ist jedoch abhängig von der spezifischen Kombination biologischer Faktoren und Umweltbedingungen.

Lussenhop (1996) beobachtete, dass Collembolen die Mykorrhizierung durch Endomykorrhizapilze fördern, und konnte in einer späteren Arbeit (Lussenhop, 2005) einen positiven Effekt der Collembolen auf das Pflanzenwachstum feststellen. Klironomos und Kendrick (1995) und Lussenhop (1996) vermuten einen verstärkten Fraß an konkurrierenden oder antagonistischen Pilzarten und eine Freisetzung von Nährstoffen. In den Experimenten von Tiunov und Scheu (2005) reduzierte die Präsenz von Endomykorrhizapilzen das Pflanzenwachstum und die Nährstoffverfügbarkeit im Boden. Die Zugabe von Collembolen verringerte diesen Effekt. Setälä und Huhta (1991) argumentieren, dass die Bodenfauna durch verstärkte Nährstoffmobilisierung und anderer Effekte das Pflanzenwachstum positiv beeinflusst. Auch Ingham et al. (1985) und Setälä (2000) kommen zu dem Schluss, dass die Bodenfauna vor allem unter nährstoffarmen Bedingungen das Pflanzenwachstum fördern kann.

Es wird zunehmend realisiert, dass die Wirkung von Mykorrhizapilzen auf das Pflanzenwachstum in Abhängigkeit verschiedener Faktoren, wie z.B. der Fraßaktivität der mykophagen Bodenfauna, ein Kontinuum von hemmend bis fördernd bildet (Johnson et al. 1997, Tiunov und Scheu, 2005). Die teilweise widersprüchlichen Aussagen der einzelnen Untersuchungen lassen vermuten, dass sich die komplexen Vorgänge im Boden nur schwer verallgemeinern lassen. Die gewonnenen Erkenntnisse sind sehr stark vom Versuchsdesign abhängig. Faktoren sind z.B. das verwendete Substrat, Anzahl und Art der beteiligten Organismengruppen (Nematoden oder Collembolen, Saprophyten oder Mykorrhizapilze bzw. beides) sowie die Individuendichte, die Attraktivität der verwendeten Pilzarten als Nahrungsquelle, der Ernährungszustand bzw. die Photosyntheseleistung der Pflanzen usw. All diese Faktoren zu berücksichtigen bleibt eine Herausforderung.

4.5.4 Einfluss der Pilzpopulation auf die Bodenfauna

Ein weiterer Aspekt der Wechselwirkung zwischen der Bodenfauna und bodenbewohnenden Pilzen, speziell Mykorrhizapilzen, ist deren grundsätzliche Bedeutung für das saprotrophe

Nahrungsnetz im Boden. Im Vorfeld des Experimentes wurde vermutet, dass die Anzahl von Collembolen besonders in Kombination von Ektomykorrhizapilzen und Saprophyten steigt, da sich die Nahrungsgrundlage verbessert. Pilzmyzele im Boden stellen ein bedeutendes Reservoir an organischer Substanz dar. Wallander et al. (2001) schätzen den Zuwachs des Ektomykorrhizamyzels in einem Nadelwald auf 125-200 kg/ha und das Gesamtgewicht auf 700 bis 1000 kg/ha. Da die Organismen der Zersetzergemeinschaft im Boden oft C-limitiert (zumindest an leicht verfügbarem Kohlenstoff) sind (Harley und Smith, 1983), wird vermutet, dass der Energiefluss von der Pflanze durch die Mykorrhiza wahrscheinlich eine besondere Bedeutung für das Nahrungsnetz im Boden hat (Grayston et al. 1996). Diese zugeführten Kohlehydrate sollten nach gängiger Theorie (Setälä, 2000) zu einer erhöhten Biomasse der saprophytischen Mikroorganismen und der darauf aufbauenden trophischen Stufen führen. Aufgrund der aufgetretenen Schwierigkeiten während des in dieser Arbeit durchgeführten Experimentes können die einzelnen Einflussfaktoren kaum isoliert betrachtet werden und eine generelle Korrelation zwischen der Pilzflora und den Bodenarthropoden konnte nicht festgestellt werden.

Eine positive Wirkung von Ektomykorrhizapilzen auf die Collembolenpopulation wurde von Hiol et al. (1994) beobachtet, allerdings bei Abwesenheit von Saprophyten. Ähnliches beobachteten Setälä et al. (1997) in komplexen Versuchen, in denen von den verwendeten Pilzen *Suillus*-Mykorrhiza dominierten, aber *Cenococcum geophilum* zumindest in geringer Menge häufig gefunden wurde. Ähnliches konnte auch in dem hier durchgeführten Gewächshausexperiment beobachtet werden. Im Ansatz mit Collembolen und Ektomykorrhizapilzen ohne Saprophyten war entgegen der ursprünglichen Vermutung (Kapitel 1.2) die Zahl von Bodenarthropoden am höchsten. Möglicherweise stellten die verwendeten Mykorrhizapilze die bessere Nahrungsquelle dar, was die Laborexperimente zumindest für *Cenococcum geophilum* bestätigten. Durch die Abwesenheit der saprotrophen Pilze konnten die Mykorrhizapilze im Vergleich zum Ansatz mit Saprophyten abgesehen von der ähnlichen Anzahl mykorrhizierter Wurzelpitzen möglicherweise mehr Myzel ausbilden, welches ein besseres Nahrungsangebot darstellte.

Im Gegensatz dazu konnten Ek et al. (1994), Setälä et al. (1999) und Setälä (2000) keinen signifikanten Einfluss der Mykorrhizierung auf die Collembolen- und Enchytreidenpopulation feststellen bzw. sie beobachteten sogar eine Abnahme der bakteriophagen Nematoden, wobei die Zahl der Wiederholungen (z.B. n = 5 Setälä, 2000) sehr gering war. Sie vermuten eine Überschätzung der Bedeutung von Mykorrhizapilzen als leicht zugängliche Nahrungsquelle. Setälä (2000) vermutet, dass die verwendeten Mykorrhizapilze gegenüber Saprophyten nicht bevorzugt wurden. In der Tat zeigen die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit und anderer Nahrungsauswahlversuche, dass die von Setälä verwendeten Arten (*Suillus*, *Laccaria* und *Hebeloma*) als Nahrungsquelle wahrscheinlich kaum in Betracht kamen und somit kaum direkten Einfluss auf die Collembolenpopulation hatten. Die *Suillus*-Arten wurden wahrscheinlich aufgrund der Kristallbildung, wie die vorliegende Arbeit zeigt, kaum gefressen. *Laccaria laccata*, eine eng verwandte Pilzart der verwendeten Art *L. bicolor*, hat eine giftige Wirkung auf Insekten, ebenso wie *Hebeloma*-Arten (Mier, 1995) und wurde von

Milben nur mittelmäßig gefressen (Schneider et al. 2005). *Hebeloma* spec. wurde nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit und der von Schulz (1991) ebenfalls gemieden.

In den Untersuchungen von Setälä et al. (1999) wurde zusätzlich noch *Cenococcum geophilum* verwendet, der entweder aufgrund der in dieser (Kapitel 3.2.1, Abb. 9) und anderen Arbeiten nachgewiesenen hohen Präferenz oder aus anderen Gründen aus den Systemen verschwand und somit keinen Einfluss auf das Nahrungsnetz haben konnte bzw. von den Collembolen nicht mehr als bevorzugte Nahrungsquelle genutzt werden konnte. Bei diesen Beispielen spiegelt sich deutlich wieder, dass die Auswahl der beteiligten Arten entscheidend für den Ausgang kontrollierter Versuche sein kann.

Für das Erfassen dieser Komplexität sind Untersuchungen von Teilaspekten, wie in der vorliegenden Arbeit geschehen, notwendig, da eine gleichzeitige Untersuchung aller Faktoren kaum möglich erscheint. Dennoch gibt es Bestrebungen, in immer komplexeren Versuchen oder durch die Integration vieler Teilaspekte die biologischen Vorgänge im Boden in zunehmender Gesamtheit zu betrachten (Ek et al. 1994; Laakso et al. 2000; Setälä und Huhta, 1990; Setälä et al. 1990, 1998; 1999). So, wie das Einbeziehen von saprotrophen Pilzen den Einfluss von Collembolen auf die Endomykorrhizapilze und damit das Pflanzenwachstum verändert, so wird jede neue Komplexitätsstufe zu neuen Erkenntnissen führen und eventuell bestehende Widersprüche aufklären.

Früheren Studien zeigten, dass Collembolen wahrscheinlich einen nicht linearen Einfluss auf die Mykorrhizapilze haben, der abhängig von der Individuendichte ist, was auch die Experimente im Gewächshaus zum Teil vermuten lassen. Bei geringer Dichte wirken Collembolen positiv auf das Pilzwachstum, bei zunehmender Individuenzahl kehrt sich jedoch der Einfluss ins Negative um. Es konnte deutlich gezeigt werden, dass *F. candida* wie im Laborexperiment dunkle Mykorrhizen bevorzugt und durch die Fraßaktivität die Abundanz der Pilzarten verändern kann. Der Einfluss von Mykorrhizapilzen auf das Pflanzenwachstum ist unter den gegebenen Bedingungen sehr schwer abzuschätzen. Möglicherweise überlagern sich gerade bei Jungpflanzen zwei entgegen gesetzte Wirkmechanismen, ein positiver Einfluss durch eine bessere Nährstoffversorgung der Pflanze durch die Symbiose und ein negativer durch den Verlust von Kohlehydraten an den Pilz. Dementsprechend problematisch ist daher auch die Aussage über den Einfluss der Collembolen auf das Pflanzenwachstum und weitere Parameter, da hier wahrscheinlich indirekte Wirkmechanismen dominieren. Insgesamt sind die Wechselwirkungen zwischen Bodenfauna und Bodenpilzen von großer Bedeutung für den Stoff- und Energiefluss im saprophytischen Nahrungsnetz des Bodens und für das Pflanzenwachstum. Die angeführten Ergebnisse dieser und anderer Untersuchungen zeigten, dass die Abläufe im Boden sehr komplex sind und von einer Vielzahl von Faktoren, wie z.B. dem Artenspektrum der Bodenpilze, der Abundanz der Bodenfauna mit deren unterschiedlichen Nahrungspräferenzen und dem Nährstoffgehalt im Boden, abhängen. Das Verständnis über diese Faktoren und deren Wechselwirkungen ist immer noch lückenhaft und bedarf weiterer Forschungsarbeit sowohl unter kontrollierten Laborbedingungen, als auch in komplexen Experimenten und Freilandversuchen.

5. Zusammenfassung

Im Lebensraum Boden stellen Pilze einen bedeutenden Anteil der lebenden Biomasse dar und werden somit von einer Vielzahl von Organismen als Nahrungsressource genutzt. Hauptgegenstand der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung der Interaktionen zwischen der Collembolenart *Folsomia candida* als Beispiel für pilzfressende Bodenarthropoden mit verschiedenen im Boden lebenden Pilzen. Auf der einen Seite wurde der Einfluss zahlreicher unterschiedlicher Eigenschaften von Pilzmyzelen auf das Verhalten der Collembolen betrachtet. Im Fokus stand die Untersuchung von potentiell fraßhemmenden Eigenschaften von Myzelen, insbesondere der Gehalt an giftigen Inhaltsstoffen und die Ausbildung von kristallinen Strukturen auf der Hyphenoberfläche, und deren Funktion als Fraßschutz. Andererseits wurde die Auswirkung des Fraßdrucks auf das Myzelwachstum und die intraspezifische Konkurrenz zwischen den Pilzen untersucht.

In drei verschiedenen Laborexperimenten wurde das Fraßverhalten von *F. candida* gegenüber insgesamt 32 Pilzstämmen getestet. Diese wurden hauptsächlich auf Grund der Ausbildung von Oberflächenstrukturen oder ihrer giftigen Wirkung ausgesucht und mit zahlreichen Referenzarten verglichen. Die Ausbildung von Kristallen wurde durch mikroskopische Methoden überprüft. Zusätzlich wurden komplexe Gewächshausexperimente durchgeführt, um besonders den Einfluss der Collembolen auf die Mykorrhizierung unter natürlicheren Bedingungen zu untersuchen. Dabei wurden Jungpflanzen von *Quercus rubra* verwendet und Collembolen sowie Bodenpilze in unterschiedlichen Kombinationen zugesetzt und die Wachstumsparameter der Eichen und andere Parameter wurden erfasst.

F. candida unterschied deutlich zwischen einzelnen Pilzstämmen. Es konnte gezeigt werden, dass Collembolen an Myzelen mit Hyphenauflagerungen signifikant weniger fraßen als an Myzelen der Vergleichsgruppe ohne besondere Merkmale. Damit konnte erstmals den bereits früher bekannten Hyphenauflagerungen eine ökofunktionelle Bedeutung als Fraßschutz zugeordnet werden. Dieser Fraßschutz geht mit der besonders starken Ausbildung dieser Auflagerungen auf besonders wichtigen Myzelstrukturen, wie Rhizomorphen mancher Pilzarten, einher.

Noch stärker fraßhemmend wirkten giftige oder bitter bzw. scharf schmeckende Inhaltsstoffe. Damit konnten frühere Vermutungen über die fraßhemmende Wirkung von Sekundärmetaboliten auf Bodenarthropoden bestätigt und erstmals mit konkreten Messungen des Giftgehaltes in Verbindung gebracht werden. Muscarin, Amanitin und Fasciculol konnten in den entsprechenden Myzelen nachgewiesen werden und deutlich mit der geringen Fraßpräferenz der Collembolen in Verbindung gebracht werden. Der starke Fraß an einem fasciculolfreien Stamm von *Hypholoma fasciculare*, einer sonst giftigen Art, belegte diesen Zusammenhang ebenfalls deutlich. Das Vorkommen von solchen Inhaltsstoffen und deren fraßhemmende Wirkung konnte so von den Fruchtkörpern auf die Myzele ausgeweitet werden.

Durch die Verwendung eines breiten Artenspektrums mit mehreren dunkel pigmentierten Stämmen konnten frühere Erkenntnisse einer ausgeprägten Fraßpräferenz für diese Pilzgruppe bestätigt werden. Die Präferenz ist offensichtlich unabhängig von der taxonomischen Zugehörigkeit der Pilze.

Um die gewonnenen Erkenntnisse gegenüber anderen möglichen Einflussfaktoren abzusichern und um weitere Informationen zu erhalten, wurden zusätzliche Parameter und Eigenschaften der Pilze näher betrachtet. So wurde der Nährwert der Pilze durch die Analyse des Kohlenstoff-, Stickstoff- und Schwefelgehalts und durch die Untersuchung der Anzahl der abgelegten Eier als Maß für die Fitness der Collembolen abgeschätzt und mit dem Fraßverhalten in Beziehung gebracht. Der untersuchten Elementgehalte sowie das C/N-Verhältnis korrelierten nicht mit der Fraßpräferenz. Die Ergebnisse der absoluten Gelegezahlen deuten auf einen Zusammenhang zwischen Nährwert und Fraßpräferenz hin, wobei auf Grund zahlreicher Ausnahmen und Einschränkungen davon auszugehen ist, dass die Hyphenauflagerungen und Giftgehalte von ausschlaggebender Bedeutung sind.

Des Weiteren wurde in dieser Arbeit erstmals nach Unterschieden in der Fraßpräferenz zwischen einem größeren Spektrum von Ektomykorrhizapilzen und Nicht-Mykorrhizapilzen unter Berücksichtigung zahlreicher anderer Faktoren gesucht. Hier bestand im Gegensatz zu Endomykorrhizapilzen, deren geringe Attraktivität und Nahrungsqualität für Arthropoden als gesichert gilt, großer Forschungsbedarf. Nach Auswertung aller Ergebnisse und der Bewertung allen untersuchten Parameter konnte kein Unterschied zwischen beiden Pilzgruppen in Bezug auf die Fraßpräferenz und Fertilität von *F. candida* festgestellt werden. Allerdings konnte in dieser Studie der Einfluss von Symbiosepartnern oder unterschiedlichen Substraten nicht berücksichtigt werden. Da diese Faktoren die Fraßpräferenz von *F. candida* möglicherweise beeinflussen, sind hier weitere Untersuchungen notwendig.

Die Untersuchungen zu den Auswirkungen des Fraßes auf das Myzelwachstum zeigten, dass Collembolen einen größtenteils negativen Einfluss auf das Myzelwachstum haben, der aber sehr stark zwischen einzelnen Pilzarten variiert. Vor allem schnell wachsende Pilzstämme wurden durch den Fraß gehemmt, wodurch sich die unterschiedlichen Wachstumsgeschwindigkeiten der Pilze angleichen. Die Vermutung, dass Pilze durch die Ausbildung fraßhemmender Mechanismen einen Konkurrenzvorteil unter Fraßdruck erlangen, konnte nicht bestätigt werden. Ein Zusammenhang zwischen Fraßpräferenz und dem Einfluss der Collembolen auf das Myzelwachstum konnten in den Laborexperimenten nicht verallgemeinert werden, wurde aber in den Gewächshausexperimenten und in früheren Arbeiten beobachtet. Es wurde deutlich, dass Collembolen einen Einfluss auf die Konkurrenzverhältnisse zwischen einzelnen Pilzarten ausüben, wobei langsam wachsende Pilzarten gegenüber schnell wachsenden zumindest unter den Versuchsbedingungen einen Vorteil erzielen, der auf einem geringeren negativen Einfluss der Collembolen auf das Wachstum der langsameren Pilze beruht.

Eine Verschiebung des Konkurrenzverhältnisses konnte auch in den durchgeführten Gewächshausexperimenten bestätigt werden. Nach Zugabe von Collembolen verringerte sich

die Abundanz von Mykorrhizen eines im Laborversuch bevorzugt gefressenen pigmentierten Pilzes zu Gunsten einer weniger bevorzugten Art. Insgesamt hatten die Collembolen einen negativen Einfluss auf die Mykorrhizierung in diesen Experimenten. Die Mykorrhizierung ihrerseits hatte unter den Versuchsbedingungen einen insgesamt positiven Einfluss auf das Pflanzenwachstum, wobei anfangs nur das Wurzelwachstum mit der Anzahl der Mykorrhizen positiv korreliert war und das Sprosswachstum erst später positiv beeinflusst wurde. Ein vermuteter indirekter Einfluss der Collembolen auf das Pflanzenwachstum und andere Bodenparameter muss in weiteren Experimenten unter komplexen Bedingungen untersucht werden.

Die Untersuchungen zeigten, dass bei der Auswahl der Pilzarten für Experimente zahlreiche Eigenschaften der Pilze zu berücksichtigen sind, um aussagekräftige Ergebnisse erzielen zu können.

6. Summary

Fungi represent a mayor part of the living biomass in the upper soil horizon and therefore serve as an important food source for many soil organisms. The main objective of the presented investigation was to analyse the interactions between the Collembola species *Folsomia candida* as an example of fungivores soil arthropods and a variety of soil fungi. On one side the influence of certain characteristics of fungal mycelia on the feeding behaviour of the Collembola were of major interest. One major aspect was the investigation of defensive strategies of soil fungi, especially the content of poisonous metabolites or the formation of crystalline structures at the hyphal surface, to prevent grazing by soil microarthropods. On the other side the growth response of the mycelia as well as changes of their intraspecific competitiveness under the influence of feeding pressure were examined.

In three different in vitro food choice experiments the feeding of *F. candida* on 32 soil fungi was tested. Fungal isolates were mainly chosen regarding the development of poisonous metabolites or crystalline structures and were compared with other strains as reference. The formation of the crystalline structures was proved microscopically. Additionally, complex pot experiments in a greenhouse were conducted to investigate the effects of feeding especially on the mycorrhizal symbioses in a more natural system. The pots were filled with sterile natural substrate and *Quercus rubra* as phytosymbiont and different combinations of collembolas and soil fungi. The plant growth of the oaks and other parameters were measured.

F. candida strongly differentiated between different fungal isolates. The experiments could demonstrate that *F. candida* fed significantly less on mycelia with crystalline structures compared to the reference group without special characteristics. For the first time such structures has been associated with an ecological function as feeding protection. This function corresponds with high amounts of crystals at crucial mycelial parts like rhizomorphes of several species.

Poisonous or bitter tasting metabolites served even better as feeding protection than all other parameters. Some toxic substances like Amanitin, Muscarine or Fasciculol has been detected in certain mycelia, which strongly correlated with the low feeding preference of the Collembola. A strong preference for a Fasciculol deficient strain of the naturally poisonous species *Hypholoma fasciculare* proved these results. This study confirmed previous assumptions of the protective function of secondary metabolites. Their importance could be extended from protecting the fruit bodies to the mycelium as well.

Because the wide variety of tested fungi includes several dark pigmented fungi, previous observations of a strong feeding preference for this fungal group could be confirmed. The preference seems independent of a taxonomic classification.

To verify the results and to get further information, additional fungal characteristics with possible influence were tested and correlated with the feeding preference of the Collembola. The nutritional value of the fungi were estimated by analyzing the content of carbon, nitrogen

and sulphur and by the amount of eggs laid by the Collembola as an indication of their fitness. The element content as well as the C/N ratio did not correspond with the feeding behaviour. The number of eggs indicates a correlation between feeding preference and palatability. However, crystalline structures and the content of poisonous metabolites were most likely more important for the food choice.

As another aspect a wide variety of ectomycorrhiza fungi and saprotrophic fungi were for the first time compared considering their attractiveness as food source under consideration of several other parameters. With regard to endomycorrhiza fungi, which low attractiveness and palatability are generally accepted, there is very little knowledge on this aspect. After consideration of all results and parameters no differences between both fungal groups regarding the collembolan behaviour could be found. Because of the variety of fungi and tested parameters it seems certain, that possible differences are caused by other fungal characteristics. However, the effect of different substrates and the influence of a plant symbiont could not be analysed in this study. Because these parameter might be relevant for the feeding preference, further investigations on this aspect are necessary.

The studies on the impact of the grazing activity on the mycelial growth revealed, that the fungi respond differently to the feeding pressure, but in most cases the growth rate was reduced. Especially fast growing fungi were most inhibited and therefore growth rates of the fungi became more equal under feeding pressure. The assumption, that fungi with feeding protection gain advantage under intraspecific competition and feeding pressure could not be confirmed. A correlation between feeding preference and growth response could not be detected, although previous studies and the results of the presented greenhouse experiments support this assumption. In general it became obvious, that at least under experimental conditions Collembola can influence the competitiveness of certain fungi, and slow growing fungi can get an advantage compared to faster growing species under feeding pressure.

In the greenhouse experiments a shift within the fungal community under the influence of Collembola could be observed. A high number of Collembola reduced the abundance of root tips mycorrhized by a preferrently grazed dark pigmented fungus compared to another fungus, which was preferred less in laboratory experiments. Over all, Collembola reduced the amount of mycorrhized rood tips. Mycorrhization had a positive influence on plant growth. Especially the development of roots was positively correlated with the mycorrhization. Shoot growth seemed to be less strong at the beginning compared to root development, but was positively influenced later on as well. An assumed indirect influence of Collembola on plant growth and other parameters of the soil ecosystem need to be studied in further experiments under complex conditions.

The experiments demonstrated that several parameters and characteristics of the fungi need to be considered to find appropriate species for further experiments.

7. Literaturverzeichnis

- Abuzinadah, R.A., Read, D.J., 1986a. The role of protein in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilisation of peptides and proteins by ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.* 103, 481-493.
- Abuzinadah, R.A., Read, D.J., 1986b. The role of protein in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. II. Utilisation of protein by mycorrhizal plants of *Pinus contorta*. *New Phytol.* 103, 495-506.
- Abuzinadah, R.A., Read, D.J., 1986c. The role of protein in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. III. Protein utilisation by *Betula*, *Picea* and *Pinus* in mycorrhizal assoziation with *Hebeloma crustuliniforme*. *New Phytol.* 103, 507-513.
- Agerer, R., 2001. Exploration types of ectomycorrhizae - A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. Springer-Verlag – Mycorrhiza. 11, 107-114.
- Agerer, R., 2006. Fungal relationships and structural identity of their ectomycorrhizae. *Mycol. Prog.* 5(2), 67-107.
- Agerer, R., Rambold, G., 2004–2008 [first posted on 2004-06-01; most recent update: 2008-01-04]. DEEMY – An Information System for Characterization and Determination of Ectomycorrhizae. www.deemy.de – München, Germany.
- Aikio, S., Ruotsalainen, A., 2002. The modelled growth of mycorrhizal and non-mycorrhizal plants under constant versus variable soil nutrient concentration. *Mycorrhiza*. 12(5), 257-261.
- Anderson, J.M., 1975. The enigma of soil animal species diversity. In J. Vaněk (ed.). *Progress in Soil Zoology*. Academia, Prague, pp. 51-58.
- Arocena, J., Glowa, K.R., 2000. Mineral weathering in ectomycorrhizosphere of subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.)Nutt). as revealed by soil solution composition. *Forest Ecology and Management*. 133(1-2), 61-70.
- Ausmus, B.S., Edwards, N.T., Witkamp, M., 1979. Microbial immobilization of carbon, nitrogen; phosphorus and potassium: implications for forest ecosystem processes. - In: Anderson, J. M. and Macfadyen, A. (eds.), *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*, Blackwell, Oxford, pp. 397-416.
- Bakonyi, G., Posta, K., Kiss, I., Fabian, M., Nagy, P., Nosek, J., 2002. Density-dependent regulation of arbuscular mycorrhiza by collembola. *Soil Biol. Biochem.* 34, 661-664.

- Bardgett, R.D., 2005. The biology of soil – a community and ecosystem approach. Oxford University Press, Oxford: 242 S.
- Bardgett, R.D., Whittaker, J.B., Frankland, J.C., 1993a. The effect of collembolan grazing on fungal activity in differently managed upland pastures: A microcosm study. *Biology and Fertility of Soils*. 16(4), 255-262.
- Bardgett, R.D., Whittaker, J.B., Frankland, J.C., 1993b. The diet and food preferences of *Onychiurus procampatus* (Collembola) from upland grassland soils. *Biology and Fertility of Soils*. 16(4), 296-298.
- Baumann, K., 2005. Wurzelverteilung, Rhizosphärenchemie und Rhizosphärenbakteriengemeinschaft bei Kiefer in heterogenem kohlehaltigen Substrat. *Cottbuser Schriften zu Bodenschutz und Rekultivierung*; 24. 125 S
- Baumert, A., Schumann, B., Porzel, A., Schmidt, J., Strack, D., 1997. Triterpenoids from *Pisolithus tinctorius* isolates and ectomycorrhizas. *Phytochemistry* (Oxford). 45(3), 499-504.
- Bell, A.A., Wheeler, M.H., 1986. Biosynthesis and functions of fungal melanins. *Annual Review of Phytopathology*. 24, 411-451.
- Bengtsson, G., Rundgren, S., 1983. Respiration and growth of a fungus, *Mortierella isabellina*, in response to grazing by *Onychiurus armatus* (Collembola). *Soil Biology & Biochemistry*. 15(4), 469-473.
- Bengtsson, G., Erlandsson, A., Rundgren, S., 1988. Fungal odour attracts soil collembolan. *Soil Biol. Biochem.* 20, 25-30.
- Bengtsson, G., Berden, M., Rundgren, S., 1988b. Influence of Soil Animals and Metals on Decomposition Processes: A Microcosm Experiment. *J Environ Qual*. 17(1), 113-119.
- Bengtsson, G., Hedlund, K., Rundgren, S., 1991. Selective odor perception in the soil collembola *Onychiurus armatus*. *Journal of Chemical Ecology*. 17(11), 2113-2125.
- Bernays, E.A., Minkenberg, O.P.J.M., 1997. Insect herbivores: Different reasons for being a generalist. *Ecology*. 78(4), 1157-1169.
- Bernays, E.A., Bright, K.L., Gonzalez, N., Angel, J., 1994. Dietary mixing in a generalist herbivore - tests of 2 hypotheses. *Ecology*. 75(7), 1997-2006.
- Besl, H., Krump, C.H., Schefcsik, M., 1987. Die Wirkung von Pilzfruchtkörpern auf *Drosophila*-Maden. *Z. Mykol.* 53, 273-282.

- Bonkowski, M., Cheng, W., Griffiths, B.S., Alphei, J., Scheu, S., 2000. Microbial-faunal interactions in the rhizosphere and effects on plant growth. *European Journal of Soil Biology*. 36(3), 135-147.
- Booth, R.G., Anderson, J.M., 1979. The influence of fungal food quality on the growth and fecundity of *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae). *Oecologia (Berlin)*. 38(3), 317-324.
- Brand, F., 1991. Ektomykorrhizen an *Fagus sylvatica*. Charakterisierung und Identifizierung, ökologische Kennzeichnung und unsterile Kultivierung. PhD Thesis. LMU München.
- Breitenbach, J., Kränzlin, F., 1978 bis 2005. Pilze der Schweiz, Band 1-6, Verlag Mykologia Luzern
- Bresinsky, A., Besl, H., 1985. Giftpilze. Ein Handbuch für Apotheker, Ärzte und Biologen. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft. Stuttgart, Germany.
- Bronstein, J.L., 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*. 9(6), 214-217.
- Brown, A.E., Finlay, R., Ward, J.S., 1987. Antifungal compounds produced by *epicoccum-purpurascens* against soil-borne plant pathogenic fungi. *Soil Biology & Biochemistry*. 19(6), 654-664.
- Brussaard, L., Kuyper, T.W., de Goede, R.G.M., 2001. On the relationships between nematodes, mycorrhizal fungi and plants: functional composition of species and plant performance. *Plant and Soil*. 232(1), 155-165.
- Bücking, H. Heyser, W., 1999. Elemental composition and function of polyphosphates in ectomycorrhizal fungi -- an X-ray microanalytical study. *Mycological Research*. 103(1), 31-39.
- Butler, M.J., Day, A.W., 1998. Fungal melanins: a review. *Canadian Journal of Microbiology*. 44(12), 1115-1136.
- Butcher, J.W., Snider, R., Snider, R.J., 1971. Bioecology of edaphic Collembola and Acarina. *Annual Review of Entomology*. 16, 249-288.
- Cadisch, G., Giller, K.E. (eds.) 1997. Driven by Nature - Plant Litter Quality and Decomposition. CABI Publ., Wallingford: 1-405.
- Chalot, M., Brun, A., 1998. Physiology of organic nitrogen acquisition by ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas. *Fems Microbiology Reviews*. 22(1), 21-44.

- Chalot, M., Javelle, A., Blaudez, D., Lambilliotte, R.I., Cooke, R., Sentenac, H., Wipf, D., Botton, B., 2002. An update on nutrient transport processes in ectomycorrhizas. *Plant and Soil*. 244(1), 165-175.
- Chen, B., Snider, R.J., Snider, R.M., 1995. Food preference and effects of food type on the life history of some soil Collembola. *Pedobiologia*. 39(6), 496-505.
- Coelho, R.R.R., Sacramento, D.R., Linhares, L.F., 1997. Amino sugars in fungal melanins and soil humic acids. *European Journal of Soil Science*. 48(3), 425-429.
- Colpaert, J.V., Assche, J.A., Luijters, K.R.I.S., 1992. The growth of the extramatrical mycelium of ectomycorrhizal fungi and the growth response of *Pinus sylvestris* L. *New Phytologist*. 120(1), 127-135.
- Cromack, K., Jr., Todd, R.L., Monk, C.D., 1975. Patterns of basidiomycete nutrient accumulation in conifer and deciduous forest litter. *Soil Biology & Biochemistry*. 7(4-5), 265-268.
- Cromack, K., Sollins, P., Graustein, W.C., Speidel, K., Todd, A.W., Spycher, G., Li, C.Y., Todd, R.L., 1979. Calcium oxalate accumulation and soil weathering in mats of the hypogeous fungus *Hysterangium crassum*. *Soil Biol. Biochem.* 11(5), 463-468.
- Crossley, D.A., Blair, J.M.A., 1991. A high-efficiency, low-technology tullgren-type extractor for soil microarthropods. *Agriculture Ecosystems & Environment*. 34(1-4), 187-192.
- Dash, M.C. Cragg, J.B., 1972. Selection of microfungi by Enchytraeidae (Oligochaeta) and other members of soil fauna. *Pedobiologia*. 12(4), 282-286.
- de Ruiter, P.C., Neutel, A.M., Moore, J.C., 1998. Biodiversity in soil ecosystems: the role of energy flow and community stability. *Applied Soil Ecology*. 10(3), 217-228.
- DIN ISO 11267 (2001). Bodenbeschaffenheit – Hemmung der Reproduktion von Collembolen (*Folsomia candida*) durch Bodenschadstoffe.
- Draham R., Larink O., 1995. Effects differently cultured fungi as a diet of Collembola, *Acta Zoologica Fennica*. 196, 168–170.
- Drift, J.v.d., Jansen, E., 1977. Grazing of springtails on hyphal mats and its influence on fungal growth and respiration. *Ecological Bulletins (Stockholm)*, 25, 203-209.
- Dunger, W. (1983): Tiere im Boden. 2. Auflage. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg; 280 pp.
- Ek, H., Sjogren, M., Arnebrant, K., Soderstrom, B., 1994. Extramatrical mycelial growth, biomass allocation and nitrogen uptake in ectomycorrhizal systems in response to collembolan grazing. *Applied Soil Ecology*. 1(2), 155-169.

- Ekblad, A.L.F., Wallander, H.A.K.A., Carlsson, R.O.L.F., Huss-Danell, K.E.R.S., 1995. Fungal biomass in roots and extramatrical mycelium in relation to macronutrients and plant biomass of ectomycorrhizal *Pinus sylvestris* and *Alnus incana*. *New Phytologist*. 131(4), 443-451.
- Enjalbert, F., Cassanas, G., Rapior, S., Renault, C., Chaumont, J.P., 2004. Amatoxins in wood-rotting *Galerina marginata*. *Mycologia*. 96(4), 720-729
- Finlay, R.D., 1985. Interactions between soil micro-arthropods and endomycorrhizal associations of higher plants. In *Ecological Interactions in Soil, Plants, Microbes, and Animals*. Eds. Fitter A.,H.; Atkinson, D.; Read, D.,J.,Usher M.B. pp 319-331. Blackwell Scientific Publ., Boston, MA.
- Filser, J., 2002. The role of Collembola in carbon and nitrogen cycling in soil: Proceedings of the Xth international Colloquium on Apterygota, Česká Budejovice 2000: Apterygota at the Beginning of the Third Millennium. *Pedobiologia*. 46(3-4), 234-245.
- Finlay, R.D., 1985. Interactions between soil micro-arthropods and endomycorrhizal associations of higher plants. *Ecological interactions in soil: plants, microbes and animals*, 319-331.
- Finlay, R.D., Ek, H., Odham, G., Söderström, B., 1989. Mycelial uptake, translocation and assimilation of ¹⁵N-labelled nitrogen by ectomycorrhizal *Pinus sylvestris* plants. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 28(1-4), 133-137.
- Finlay, R.D., Frostegard, A., Sonnerfeldt, A.M., 1992. Utilization of organic and inorganic nitrogen sources by ectomycorrhizal fungi in pure culture and in symbiosis with *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. *New Phytologist*. 120(1), 105-115.
- Fitter, A.H., Sanders, I.R., 1992. Interactions with the Soil Fauna. In: M.F.ed.Allen (Editor), *Mycorrhizal Functioning An Integrative Plant-Fungal Process*. Chapman & Hall, New York, London, pp. 333-354.
- Fitter, A.H., 1985. Functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas under field conditions. *New Phytologist*. 99(2), 257-265.
- Fogel, R. Hunt, G., 1983. Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem. *Canadian Journal of Forest Research*. 13(2), 219-232.
- Foster, J.W., 1949. *Chemical Activities of Fungi*. Academic Press, New York
- Fountain, M.T. Hopkin, S.P., 2005. *Folsomia candida* (Collembola): A Standard Soil Arthropod*. *Annual Review of Entomology*. 50(1), 201-222.

- Gadgil, R.L., Gadgil, P.D., 1975. Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forest Science*. 5, 33–41
- Gange, A., 2000. Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth. *Trends Ecol. Evol.* 15, 369-372.
- Garbaye, J., Churin, J.L., 1997. Growth stimulation of young oak plantations inoculated with the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* with special reference to summer drought. *Forest Ecology and Management*. 98(3), 221-228.
- Gardes, M., Bruns, T.D., 1993. ITS primers with enhanced specificity for Basidiomycetes - application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol.* 2, 113-118.
- Gebhardt, S., 2005. Räumliche Struktur und zeitliche Dynamik von Ektomykorrhizagemeinschaften in Roteichenökosystemen der Niederlausitz. *Cottbuser Schriften zu Bodenschutz und Rekultivierung*; 34. 205 S
- Gilbert, L.E., 1971. Butterfly-plant coevolution: has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with *Heliconiine* butterflies? *Science*. 172, 585-586
- Graustein, W.C., Cromack, K. Jr., Sollins, P., 1977. Calcium oxalate: occurrence in soils and effect on nutrient and geochemical cycles. *Science*. 198, 1252- 1254.
- Grayston, S.J., Vaughan, D., Jones, D., 1997. Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Applied Soil Ecology*. 5(1), 29-56.
- Gruber, G., 2002. Isolierung und Strukturaufklärung von chemotaxonomisch relevanten Sekundärmetaboliten aus höheren Pilzen, insbesondere aus der Ordnung der Boletales. PhD-Thesis. LMU München.
- Gunn, A., Cherrett, J., 1993. The exploitation of food resources by soil meso-invertebrates and macro-invertebrates. *Pedobiologia*. 37, 303-320.
- Hagele, B.F., Rowell-Rahier, M., 1999. Dietary mixing in three generalist herbivores: nutrient complementation or toxin dilution? *Oecologia*. 119(4), 521-533.
- Hanlon, R.D.G., 1981. Influence of grazing by Collembola on the activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentration. *Oikos*. 36(3), 362-367.
- Hanlon, R.D.G., Anderson, J.M., 1979. Effects of Collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. *Oecologia*. 38(1), 93-99.
- Harley, J.L., Smith, S.E., 1983. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press Inc., London and New-York. 483 p.

- Harris, K.K., Boerner, R.E.J., 1990. Effects of belowground grazing by Collembola on growth, mycorrhizal infection, and p-uptake of *Geranium-robertianum*. *Plant and Soil*. 129(2), 203-210.
- Hartung, J., Elpelt, B., Klösener, K., 1999. Statistik, Lehr- und Handbuch der angewandten Statistik. Oldenburg, 12. Auflage, 975 S.
- Haubert, D., Häggblom, M.M., Scheu, S., Ruess, L., 2004. Effects of fungal food quality and starvation on the fatty acid composition of *Protaphorura fimata* (Collembola). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 138(1), 41-52.
- Hedlund, K., Boddy, L., Preston, C.M., 1991. Mycelial responses of the soil fungus, *Mortierella-isabellina*, to grazing by *Onychiurus-armatus* (Collembola). *Soil Biology & Biochemistry*. 23(4), 361-366.
- Hedlund, K., Bengtsson, G., Rundgren, S., 1995. Fungal odour discrimination in two sympatric species of fungivorous collembolans. *Functional Ecology*. 9(6), 869-875.
- Henneberg, L., 2003. Biologie der Interaktion zwischen Koleopteren und agaricoiden Basidiomyzeten. PhD-Thesis. Philipps-Universität Marburg, Fachbereich Biologie. p.382.
- Henson, J.M., Butler, M.J., Day, A.W., 1999. The dark side of the mycelium: melanins of phytopathogenic fungi. *Annual Review of Phytopathology*. 37, 447-471.
- Hilbig, S., Andries, T., Steglich, W., Anke, T., 1985. Antibiotics from Basidiomycetes .22. The chemistry and antibiotic-activity of the toadstool *Agaricus-xanthoderma* (Agaricales). *Angewandte Chemie-International Edition in English*, 24(12), 1063-1065.
- Hiol Hiol, F., Dixon, R., Curl, E., 1994. The feeding preference of mycophagous collembola varies with the ectomycorrhizal symbiont. *Mycorrhiza*. 5, 99-103.
- Hodge, A., Stewart, J., Robinson, D., Griffiths, B.S., Fitter, A.H., 2000. Competition between roots and soil micro-organisms for nutrients from nitrogen-rich patches of varying complexity. *Journal of Ecology*. 88(1), 150-164.
- Hopple, J.S., Vilgalys, R., 1999. Phylogenetic Relationships in the Mushroom Genus *Coprinus* and Dark-Spored Allies Based on Sequence Data from the Nuclear Gene Coding for the Large Ribosomal Subunit RNA: Divergent Domains, Outgroups, and Monophyly. *Mol. Phylogenet. Evol.* 13(1), 1-19.

- Ineson, P., Leonard, M.A., Anderson, J.M., 1982. Effect of collembolan grazing upon nitrogen and cation leaching from decomposing leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry*. 14(6), 601-605.
- Ingham, R.E., Trofymow, J.A., Ingham, E.R., Coleman, D.C., 1985. Interactions of bacteria, fungi, and their nematode grazers - effects on nutrient cycling and plant-growth. *Ecological Monographs*. 55(1), 119-140.
- Jacobson, E.S., 2000. Pathogenic roles for fungal melanins. *Clinical Microbiology Reviews*. 13(4), 708-717.
- Johnson, N.C., Graham, J.H., Smith, F.A., 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologist*. 135(4), 575-585.
- Joner, E.J., Johansen, A.N.D.E., 2000. Phosphatase activity of external hyphae of two arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycological Research*. 104, 81-86.
- Jones, M.D., Durall, D.M., Tinker, P.B., 1991. Fluxes of carbon and phosphorus between symbionts in willow ectomycorrhizas and their changes with time. *New Phytologist*. 119(1), 99-106.
- Kaneda, S., Kaneko, N., 2004. The feeding preference of a collembolan (*Folsomia candida* Willem) on ectomycorrhiza (*Pisolithus tinctorius* (Pers.)) varies with mycelial growth condition and vitality. *Soil Ecol.* 27, 1-5.
- Kaye, J.P., Hart, S.C., 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution*. 12(4), 139-143.
- Kempson, D., Lloyd, M., Ghelardi, R., 1963. A new extractor for woodland litter. *Pedobiologia*. 3, 1-21.
- Kleber, J.J., Haberl, B., Zilker, T.H., 2000. Differentialdiagnose der Pilzvergiftung, Toxikologische Abteilung der II. Med. Klinik der Technischen Universität München, www.toxinfo.org/pilz/vergiftung.html
- Killham, K., 1994. *Soil Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 242 S.
- Klironomos, J., Widden, P., Deslandes, I., 1992. Feeding preferences of the collembolan *Folsomia candida* in relation to microfungal successions on decaying litter. *Soil Biol. Biochem.* 24, 685-692.
- Klironomos, J., Kendrick, B., 1995. Relationships among microarthropods, fungi, and their environment. *Plant and Soil*. 170, 183-197.

- Klironomos, J., Kendrick, W., 1996. Palatability of microfungi to soil arthropods in relation to the functioning of arbuscular mycorrhizae. *Biol. Fertil. Soils*. 21, 43-52 .
- Klironomos, J.N., Moutoglis, P., 1999. Colonization of nonmycorrhizal plants by mycorrhizal neighbours as influenced by the collembolan, *Folsomia candida*. *Biol. Fertil. Soils*. 29, 277-281.
- Klironomos, J.N., Bednarczuk, E.M., Neville, J., 1999. Reproductive significance of feeding on saprobic and arbuscular mycorrhizal fungi by the collembolan, *Folsomia candida*. *Funct. Ecol.* 13, 756-761.
- Knicker, H., 2004. Stabilization of N-compounds in soil and organic-matter-rich sediments - what is the difference? *Marine Chemistry*. 92(1-4), 167-195.
- Koehler, H., Mathes, K., Breckling, B. *Bodenökologie interdisziplinär*, ISBN 3540661727 Springer, Berlin; Auflage: 1 (1999) 241 Seiten
- Kottke, I., Qian, X.M., Pritsch, K., Haug, I., Oberwinkler, F., 1998. *Xerocomus badius* GÇô *Picea abies*, an ectomycorrhiza of high activity and element storage capacity in acidic soil. *Mycorrhiza*. 7(5), 267-275.
- Krivtsov, V., Illian, J., Liddell, K., Garside, A., Bezginova, T., Salmond, R., Thompson, J., Griffiths, B., Staines, H., Watling, R., Brendler, A., Palfreyman, J., 2003. Some aspects of complex interactions involving soil mesofauna: analysis of the results from a Scottish woodland. *Ecol. Model.* 170, 441-452.
- Laakso, J., Setälä, H., Palojarvi, A., 2000. Influence of decomposer food web structure and nitrogen availability on plant growth. *Plant and Soil*. 225(1-2), 153-165.
- Landeweert, R., Hoffland, E., Finlay, R.D., Kuyper, T.W., van Breemen, N., 2001. Linking plants to rocks: ectomycorrhizal fungi mobilize nutrients from minerals. *Trends in Ecology & Evolution*. 16(5), 248-254.
- Larsen, J., Johansen, A., Larsen, S.E., Heckmann, L.H., Jakobsen, I., Krogh, P.H., 2008. Population performance of collembolans feeding on soil fungi from different ecological niches. *Soil Biology and Biochemistry*. 40(2), 360-369.
- Lartey, R.T., Curl, E.A., Peterson, C.M., Harper, J.D., 1989. Mycophagous grazing and food preference of *Proisotoma minuta* (Collembola: Isotomidae) and *Onychiurus encarpatus* (Collembola: Onychiuridae). *Environ. Entomol.* 18(2), 334-337.
- Lartey, R.T., Curl, E.A., Peterson, C.M., 1994. Interactions of mycophagous collembola and biological control fungi in the suppression of *Rhizoctonia solani*. *Soil Biology and Biochemistry*. 26(1), 81-88.

- Lavelle, P., Spain, A.V., 2001, Soil ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 654 S.
- Leonard, M.A., 1984. Observations on the influence of culture conditions of the fungal feeding preferences of *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae). *Pedobiologia*. 26(5), 361-367.
- Linhares, L.F., Martin, J.P., 1978. Decomposition in soil of humic acid-type polymers (melanins) of *Eurotium-echinulatum*, *Aspergillus-glaucus* sp and other fungi. *Soil Science Society of America Journal*. 42(5), 738-743.
- Lussenhop, J., 1992. Mechanisms of microarthropod-microbial interactions in soil. *Advances in Ecological Research*. 23, 1-33.
- Lussenhop, J., 1996. Collembola as mediators of microbial symbiont effects upon soybean. *Soil Biology and Biochemistry*, 28(3), 363-369.
- Lussenhop, J., BassiriRad, H., 2005. Collembola effects on plant mass and nitrogen acquisition by ash seedlings (*Fraxinus pennsylvanica*). *Soil Biology and Biochemistry*, 37(4), 645-650.
- MacFall, J.S., Iyer, J., Slack, S., Berbee, J., 1990. Mycorrhizal-phosphorus interaction on red pines (*Pinus resinosa* Ait.). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 28(1-4), 321-324.
- Maraun, M., Visser, S., Scheu, S. 1998. Oribatid mites enhance the recovery of the microbial community after a strong disturbance. *Appl. Soil Ecol.* 9, 175-181.
- Maraun, M., Martens, H., Migge, S., Theenhaus, A., Scheu, S., 2003. Adding to 'the enigma of soil animal diversity': fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. *Eur. J. Soil. Biol*, 39, 85-95.
- Marx, D.H., 1969. The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections: I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. *Phytopathology* 59, 153-163.
- McGonigle, T.P.; 1995. The significance of grazing on fungi in nutrient cycling. *Canadian Journal of Botany* 73, 1370-1376.
- McGonigle, T.P., Fitter, A.H., 1988. Ecological consequences of arthropod grazing on va mycorrhizal fungi. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section B (Biological Sciences)* 94(1), 25-32.
- Mier, N., Canete, S., Kläbe, A., Chavant, L., Fournier, D., 1996. Insecticidal properties of mushroom and toadstool carpophores. *Phytochemistry*. 41, 1293-1299.

- Miller, S.L., Durall, D.M., Rygiewicz, P.T., 1990. Extramatrical hyphae as sinks for carbon in ectomycorrhizal pine seedlings. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 28(1-4), 101-105.
- Moore, J.C., Ingham, E.R., Coleman, D.C., 1987. Inter- and intraspecific feeding selectivity of *Folsomia candida* (Willem) (Collembola, Isotomidae) on fungi. *Biology and Fertility of Soils*. 5(1), 6-12.
- Müller, W.R., Agerer, R., 1996. *Hysterangium crassirhachis* Zeller & Dodge + *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. *Descr. Ectomyc.* 1, 29-34.
- Newell, K., 1984a. Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under Sitka spruce: distribution, abundance and selective grazing. *Soil Biol. Biochem.* 16, 227-233.
- Newell, K., 1984b. Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under Sitka spruce: grazing and its potential effects on fungal distribution and litter decomposition. *Soil Biology & Biochemistry*. 16(3), 235-239.
- Nitta, K., Stadelmann, R.J., Eugster, C.H., 1977. Muscarine and related substances .40. studies on biosynthesis of muscarine in mycelial cultures of *Clitocybe rivulosa*. *Helvetica Chimica Acta*. 60(5), 1747-1753.
- Nylund, J.E., Wallander, H.A.K.A., 1989. Effects of ectomycorrhiza on host growth and carbon balance in a semi-hydroponic cultivation system. *New Phytologist*. 112(3), 389-398.
- Parkinson, D., Visser, S., Whittaker, J.B., 1979. Effects of collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter. *Soil Biol. Biochem.* 11, 529-535.
- Perez-Moreno, J., Read, D.J., 2000. Mobilization and transfer of nutrients from litter to tree seedlings via the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. *New Phytologist*. 145(2), 301-309.
- Petersen, H. and Luxton, M., 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*, 39(3): 387-388.
- Petersen, H., 2002. General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium - Proceedings of the Xth international Colloquium. *Pedobiologia - International Journal of Soil Biology*. 46(3), 246-260.
- Ponge, J., 1991. Food resources and diets of soil animals in a small area of Scots pine litter. *Geoderma*. 49, 33-62.

- Ponge, J., 2000. Vertical distribution of Collembola (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forests. *Biol. Fertil. Soils*. 32, 508-522
- Pulliam, H.R., 1975. Diet optimization with nutrient constraints. *American Naturalist*. 109(970). 765-768.
- Raidl, S., 1997. Studien zur Ontogenie an Rhizomorphen von Ektomykorrhizen. *Bibl Mycol*. 169, 1-184.
- Raidl, S., Agerer, R., 1998, *Hysterangium stoloniferum* Tul. & Tul. + *Picea abies* (L.) Karst. *Descr. Ectomyc.* 3, 31-35.
- Raidl S., Agerer R., 1998. *Rhizopogon roseolus* (Corda) Th. M. Fr. + *Pinus sylvestris* L. *Descr Ectomyc.* 3, 105-110.
- Raidl, S., Scattolin, L., 2006, *Ramaria formosa* (Pers.) Quél. + *Picea abies* (L.) Karst. *Descr. Ectomyc.* 9/10, 143-149.
- Rapport, D.J., 1980. Optimal foraging for complementary resources. *American Naturalist*. 116(3), 324-346.
- Redlak, K., Dahm, H., Ciesielska, A., Strzelczyk, E., 2001. Enzymatic activity of ectendomycorrhizal fungi. *Biology and Fertility of Soils*. 33(1), 83-90.
- Rhoades, D.F., 1979. Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: Rosenthal G.A., Janzen, D.H., (eds) *Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites*. New York, Academic Press, pp 3- 54
- Roth, L., Frank, H., Kormann, K., 1990. *Giftpilze Pilzgifte*. Nikol Verlagsgesellschaft mbH & Co. Kg Hamburg, 328p
- Rousseau, J.V.D., Sylvia, D.M., Fox, A.J., 1994. Contribution of ectomycorrhiza to the potential nutrient-absorbing surface of pine. *New Phytol.* 128, 639-644.
- Sabatini, M.A., Innocenti, G., 2001. Effects of Collembola on plant-pathogenic fungus interactions in simple experimental systems. *Biology and Fertility of Soils*. 33(1), 62-66.
- Sabatini, M.A., Grazioso, P., Altomare, C., Innocenti, G., 2002. Interactions between *Onychiurus armatus* and *Trichoderma harzianum* in take-all disease suppression in a simple experimental system. *European Journal of Soil Biology*. 38(1), 71-74.
- Sadaka-Laulan, N., Ponge, J., Roquebert, M., Bury, E., Boumezzough, A., 1998. Feeding preferences of the collembolan *Onychiurus sinensis* for fungi colonizing holm oak litter (*Quercus rotundifolia* Lam.). *Eur. J. Soil. Biol.* 34, 179-188.

- Saizjimenez, C., Ortegacalvo, J.J., Deleeuw, J.W., 1995. The chemical-structure of fungal melanins and their possible contribution to black stains in stone monuments. *Science of the Total Environment*. 167, 305-314.
- Sampaio, J.P., Weiss, M., Gadanho, M., Bauer, R., 2002. New taxa in the Tremellales: *Bulleribasidium oberjochense* gen. et sp. nov., *Papiliotrema bandonii* gen. et sp. nov. and *Fibulobasidium murrhardtense* sp. nov. *Mycologia*. 94(5), 873-887.
- Schauermann, J., 1982. Verbesserte Extraktion der Bodenfauna im Vielfachgerät modifiziert nach Kempson und MacFadyen. *Mitteilungen des SFB 135* (1), 47-50.
- Schenck, N.C., 1981. Can mycorrhizae control root disease? *Plant Disease*. 65(3), 230-234.
- Scheu, S., Simmerling, F., 2004. Growth and reproduction of fungal feeding Collembola as affected by fungal species, melanin and mixed diets. *Oecologia*. 139, 347-353
- Schneider, K., Maraun, M., 2005. Feeding preferences among dark pigmented fungi ("Dematiacea") indicate trophic niche differentiation of oribatid mites. *Pedobiologia*. 49, 61-67
- Schneider, K., Renker, C., Maraun, M., 2005. Oribatid mite (Acari, Oribatida) feeding on ectomycorrhizal fungi. *Mycorrhiza*. 16, 67-72
- Schultz, P.A., 1991. Grazing preferences of two collembolan species *Folsomia candida* and *Proisotoma minuta* for ectomycorrhizal fungi. *Pedobiologia*. 35(5), 313-326.
- Setälä, H., 2000. Reciprocal interactions between Scots pine and soil food web structure in the presence and absence of ectomycorrhiza. *Oecologia*. 125(1), 109-118.
- Setälä, H. 2005. Does biological complexity relate to functional attributes of soil food webs? In: De Ruiter, P.C., Wolters, V. & Moore, J.C. (eds.): *Dynamic food webs – multispecies assemblages, ecosystem development and environmental change*. Elsevier, Amsterdam: 308-320.
- Setälä, H., Huhta, V., 1990. Evaluation of the soil fauna impact on decomposition in a simulated coniferous forest soil. *Biology and Fertility of Soils*. 10(3), 163-169.
- Setälä, H. Huhta, V., 1991. Soil fauna increase *Betula-pendula* growth - laboratory experiments with coniferous forest floor. *Ecology*. 72(2), 665-671.
- Setälä, H., Rissanen, J., Markkola, A.M., 1997. Conditional outcomes in the relationship between pine and ectomycorrhizal fungi in relation to biotic and abiotic environment. *Oikos*. 80(1), 112-122.

- Setälä, H., Laakso, J., Mikola, J., Huhta, V., 1998. Functional diversity of decomposer organisms in relation to primary production. *Applied Soil Ecology*. 9(1-3), 25-31.
- Setälä, H., Kulmala, P., Mikola, J., Markkola, A.M., 1999. Influence of ectomycorrhiza on the structure of detrital food webs in pine rhizosphere. *Oikos*, 87(1): 113-122.
- Shaw, P.J.A., 1985. Grazing preferences of *Onychiurus armatus* (Insecta: Collembola) for mycorrhizal and saprophytic fungi of pine plantations. In: Fitter AH,
- Shaw, P.J.A., 1988. A consistent hierarchy in the fungal feeding preferences of the Collembola *Onychiurus armatus*. *Pedobiologia*. 31, 3-4.
- Shaw, T.M., Dighton, J., Sanders, F.E., 1995. Interactions between ectomycorrhizal and saprotrophic fungi on agar and in association with seedlings of lodgepole pine (*Pinus contorta*). *Mycological Research*. 99, 159-165.
- Smith, S.E. and Read, D.J., 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*, Academic Press, London, p. 605.
- Soderstrom, B. and Read, D.J., 1987. Respiratory activity of intact and excised ectomycorrhizal mycelial systems growing in unsterilized soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 19(3): 231-236.
- Stadelmann, R.J., Muller, E., and Eugster, C.H., 1976. Investigations on distribution of stereoisomeric muscarines within order of Agaricales. *Helvetica Chimica Acta*, 59(7): 2432-2436.
- Stephens, D.W., Krebs, J.R., 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton. NJ.
- Sylvia, D.M., J.J. Fuhrmann, P.G. Hartel, and D.A. Zuberer (ed). 2005. *Principles and applications of soil microbiology*. 2nd. Ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Tiunov, A., Scheu, S., 2005. Arbuscular mycorrhiza and Collembola interact in affecting community composition of saprotrophic microfungi. *Oecologia*. 142, 636-642.
- Treu, R., 1990. Charakterisierung und Identifizierung von Ektomykorrhizen aus dem Nationalpark Berchtesgaden. *Bibl. Mycol*. 134, 1-196.
- van Breemen, N., Finlay, R., Lundström, U., Jongmans, A.G., Giesler, R., Olsson, M., 2000. Mycorrhizal weathering: A true case of mineral plant nutrition? *Biogeochemistry*. 49(1), 53-67.
- Visser, S., Whittaker, J.B., 1977. Feeding preferences for certain litter fungi by *Onychiurus subtenis* (Collembola). *Oikos*. 29(2), 320-325.

- Visser, S., Whittaker, J.B., Parkinson, D., 1981. Effects of collembolan grazing on nutrient release and respiration of a leaf litter inhabiting fungus. *Soil Biology and Biochemistry*. 13(3), 215-218.
- Visser, S., 1985. Role of the soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. In: Fitter AH, Atkinson D, Lead DJ, Usher MB (eds) *Ecological interactions in soil: plants, microbes and animals*. Blackwell, Oxford, pp 333–337.
- Vogt, K.A., Grier, C.C., Meier, C.E., Edmonds, R.L., 1982. Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in abies-amabilis ecosystems in western washington usa. *Ecology (Washington D C)*. 63(2), 370-380.
- Wallander, H., Arnebrant, K., Östrand, F., Karen, O., 1997a. Uptake of ¹⁵N-labelled alanine, ammonium and nitrate in *Pinus sylvestris* L. ectomycorrhiza growing in forest soil treated with nitrogen, sulphur or lime. *Plant and Soil*. 195(2), 329-338.
- Wallander, H., Nilsson, L.O., Hagerberg, D., Baath, E., 2001. Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field. *New Phytologist*. 151(3), 753-760.
- Wallander, H., Wickman, T., Jacks, G., 1997b. Apatite as a P source in mycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* seedlings. *Plant and Soil*. 196(1), 123-131.
- Wardle, D.A., 2002. *Communities and ecosystems - linking the aboveground and belowground components*. Princeton University Press, Princeton, 392 S.
- Warnock, A.J., Fitter, A.H., Usher, M.B., 1982. The influence of a springtail *Folsomia candida* (Insecta: Collembola) on the mycorrhizal association of leek *Allium porrum* and the vesicular arbuscular mycorrhizal endophyte *Glomus fasciculatus*. *New Phytol.* 90(2), 285-292.
- White, T.J., Bruns, T., Lee, S., Taylor, J., 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis, M.A., Gelfand, D.H., Snisky, J.J. and White, T.J., (Eds.), *PCR protocols: A guide to methods and applications*. New York: Academic Press, pp. 315-321.
- Witkamp, M., Frank, M.L., Shoopman, J.L., 1966. Accumulation and biota in a pioneer ecosystem of Kudzu vine at Copperhill Tennessee. *Journal of Applied Ecology*. 3(2), 383-391.
- Wöllecke, J. 2001: Charakterisierung der Mykorrhizazönosen zweier Kiefernforste unterschiedlicher Trophie. *Cottbuser Schriften zu Bodenschutz und Rekultivierung* 17: 1-185.

8.Danksagung

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. Dr. hc R.F. Hüttl (BTU Cottbus und GFZ Potsdam) sowie dem Lehrstuhl für Bodenschutz und Rekultivierung für die Möglichkeit danken, an diesem interessanten Thema unter großzügigen Rahmenbedingungen arbeiten zu können. Herrn Prof. Dr. W. Heyser (UFT-Universität Bremen) danke ich für die Übernahme des Zweitgutachtens. Herrn Dr. Jens Wöllecke (BTU Cottbus) danke ich für seine Unterstützung und die Betreuung dieser Arbeit und seine konstruktiven Hinweise. Für seine grundlegenden Ideen zu dieser Arbeit, für seine Hinweise und sonstige Unterstützung bedanke ich mich auch bei Dr. Stefan Raidl (LMU-München).

Bedanken möchte ich mich bei Herrn Dr. T. Juretzek und seinem Laborteam (Karl-Thieme-Klinikum, Cottbus) sowie Dr. Michael Weiß und seinen Kollegen am Institut für Spezielle Botanik der Universität Tübingen für die Unterstützung und die hilfreichen Hinweise für die Probenaufbereitung und für die Durchführung der DNA-Sequenzierung, sowie bei Ben Bubner (ZALF) für die konstruktiven Gespräche. Für die Möglichkeit der stofflichen Analyse einiger Pilzisolat möchte ich mich besonders bei Dr. Isabell Sattler und Dr. Corina Lange am HKI-Jena sowie beim BBGes bedanken. Für die chemischen Analysen der Proben, sowie für die generelle Unterstützung der Arbeiten möchte ich mich beim Laborteam des Lehrstuhls für Bodenschutz und Rekultivierung (BTU Cottbus) sowie beim ZAL bedanken.

Meinen Kolleginnen und Kollegen des Lehrstuhls für Bodenschutz und Rekultivierung möchte ich für Ihre Hilfsbereitschaft und Unterstützung in vielerlei Hinsicht danken. Dies gilt besonders meinen Zimmer- und Kampfgefährten Christoph Hellbach, Rajeev Kavety und Jan Haase für die fruchtbaren Diskussionen und erfrischenden Gespräche. Bedanken möchte ich für die tatkräftige Unterstützung der Hilfskräfte, die beim Collembolenzählen und anderen Arbeiten eine große Hilfe waren.

Nicht zuletzt möchte ich meiner Familie, meinen Freunden und all denen danken, die mich mit ihrer Unterstützung und ihrem Zuspruch während der Doktorandenzeit begleitet und ab und zu auch für die nötige Ablenkung gesorgt haben.

Die vorliegende Arbeit war Bestandteil des Forschungsprojektes SUBICON (Successional Change and Biodiversity Conservation). Für die finanzielle Unterstützung danke ich dem Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF). Der DFG danke ich für die finanzielle Unterstützung bei einer internationalen Kongressreise. Weiterhin danke ich dem Land Brandenburg sowie der Universität Cottbus für die Gewährung eines Stipendiums für die Fertigstellung der Dissertation.

9. Anhang

Tabelle 11. Ergebnisse der Bodenanalyse des Substrates für den Gewächshausversuch

Element	C	N	P	S	Ca	K	Mg	Glühverlust	pH in Wasser
Gehalt in mg/g	14,7	0,62	0,26	<0,1	2,88	0,37	0,37	23,3 %	4,81

Tabelle 12. Auflistung der verwendeten Primer

Primer	Nukleotidsequenz
ITS1-F	forward 5'CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA3' White et al. (1990); Gardes und Bruns (1993)
NLMW1	forward 5'TCA ATA AGC GGA GGA AAA GA'3 Sampaio et al. (2002)
NL4	reverse 5'GGTCCGTGTTTCAAGACGG3' White et al. (1990), Gardes und Bruns (1993)
LR21	reverse 5'ACTTCAAGCGTTTCCCTTT'3 Hopple und Vilgalys (1999)

Tabelle 13. Zusammensetzung eines 50 µl PCR-Ansatzes

Konzentration, Substanz	Zugegebenes Volumen
Aqua bidest.	36,8 µl
10x (inkl. 15 mM MgCl ₂) Amplifizierungspuffer-Puffer	5,0 µl
10 mM dNTPs	1,0 µl
25 pmol/ml Primer forward	1,0 µl
25 pmol/ml Primer reverse	1,0 µl
5 units/µl <i>Taq</i> -Polymerase	0,2 µl
Template-DNA	5,0 µl

Tabelle 14. Thermocycler-Programm für die Amplifizierung

Ablauf	Temperatur [°C]	Dauer [s]
Start-Denaturierung	94,0	180
35 Zyklen		
Denaturierung	94,0	30
Annealing	53,8	45
Extension	72,0	60
Abschluss-Extension	72,0	300
Abkühlen und Halten	6	wie nötig

Tabelle 15. Sequenzierreaktionsansatz für 10 µl

Konzentration und Substanz	zugegebenes Volumen
LiChrosolv-Wasser	3 µl
5x Bigdye-Puffer *	2 µl
5 pmol/µl Primer (forward oder reverse)	1 µl
Bigdye 1.1*	2 µl
1-50 ng DNA	2 µl

*) Applied Biosystems, Darmstadt, Deutschland

Tabelle 16. Thermocycler-Programm für die Sequenzierreaktion

Ablauf	Temperatur [°C]	Dauer [s]
Start-Denaturierung	96,0	60
25 Zyklen		
Denaturierung	96,0	10
Annealing	50,0	kk5
Extension	60,0	240
Abkühlen und Halten	6,0	wie nötig

Tabelle 17. Ergebnisse der taxonomischen Bestimmung durch genetische Analysen

Stamm, Herkunft	NCBI GenBank Accession Nummer	Anzahl der Basenpaare,	beste gesicherte Bestimmung, beste Übereinstimmung
JB 3 (BTU)	FJ236016	1369 BP, 99%	<i>Armillaria spec.</i> : 99%
CB11005 (BTU)	FJ236017	1157 BP, 100%	<i>Drechslera sp.</i> 100%
JB16 (BTU)	FJ236019	1232 BP, 99%	<i>Hypholoma fasciculare</i> (Huds.) Quél : 99%
JB 9 (BTU)	FJ236020	118 BP, 99%	<i>Lactarius pubescens</i> (Fr.) Fr. 99%
JB 9 (BTU)	FJ236021	461 BP, 99%	<i>Lactarius pubescens</i> (Fr.) Fr. 99%
JB 17 (BTU)	FJ236022	184 BP, 99%	<i>Macrolepiota procera</i> (Scop.) Singer: 99%
MAG1 (BTU)	FJ236023	448 BP	ECM fungus EW76: 98 % <i>Phialocephala fortinii</i> C.J.K. Wang & H.E. Wilcox: 93%
MAG1 (BTU)	FJ236024	587 BP	ECM fungus EW76: 97 % <i>Phialocephala fortinii</i> C.J.K. Wang & H.E. Wilcox: 96%
HS4 (ZALF)	FJ236025	426 BP	ECM fungus EW76: 99 % <i>Phialocephala fortinii</i> C.J.K. Wang & H.E. Wilcox: 93%
HS4 (ZALF)	FJ236026	532 BP	ECM fungus EW76: 99 % <i>Phialocephala fortinii</i> C.J.K. Wang & H.E. Wilcox: 97%
030705D (BTU)	FJ236027	489 BP	<i>Phialophora verrucosa</i> 98%
030705D (BTU)	FJ236028	377 BP	ECM fungus EW76: 99 % <i>Phialocephala fortinii</i> C.J.K. Wang & H.E. Wilcox: 98%
JB 10 (BTU)	FJ236018	583 BP	<i>Sparassis crispa</i> (Wulfen): 99%
MK38 (BTU)	FJ236029	1086 BP	<i>Suillus luteus</i> (L.) Roussel, 99%
JB 15 (BTU)	FJ236030	1086 BP	<i>Suillus luteus</i> (L.) Roussel, 100%
JB 19 (BTU)	FJ236031	573 BP	<i>Xerocomus badius</i> (Fr.) Kühner, 99%

Tabelle 18. Unterschiede in der Fraßpräferenz (Anzahl der Collembolen in %) der Gelegepräferenz (Anzahl der Gelege auf dem Myzel in %) und der absoluten Gelegeanzahl zwischen den einzelnen Pilzgruppen, Mittelwert der ersten Gruppe ist größer >, kleiner <, oder ohne signifikanten Unterschied – zur zweiten Gruppe

Eigenschaften	einfache Fraßexperimente			mehrfache Fraßexperimente	
	Collembolen %	Gelege in %	Absolute Gelegezahl	Collembolen %	Gelege in %
	n ; p	n ; p	n ; p	n ; p	N ; p
ohne x Kristalle (nur ECM)	90>35 ; <0,001 (58>35 ; <0,001)	33-13 ; 0,404	32>14 ; 0,003	101<73 ; <0,001	73-53 ; 0,131
ohne x Fraßhemmstoffe (nur ECM)	90>44 ; <0,001 (58>15 ; 0,002)	33-13 ; 0,162	32-13 ; 0,356	101-95 ; 0,970	73-64 ; 0,469
ohne x Pigmente				101-72 ; <0,001	73<52 ; 0,005
Kristalle x Fraßhemmst. (nur ECM)	35>44 ; 0,030 (35-15 ; 0,907)	13-13 ; 0,167	14-13 ; 0,003	73>95 ; <0,001	53>64 ; 0,037
Kristalle x Pigmente.				73<72 ; <0,001	53-52 ; 0,111
Fraßhemmst. x Pigmente				95<72 ; <0,001	64<52 ; 0,001
ECM x Saprophyten (ohne Kristalle und Fraßhemmstoffe)	108>61 ; 0,04 (58-32 ; 0,689)	34-25 ; 0,63			
LM x oberflächlich (nur Pilze ohne besondere Eigenschaften)	90-50 ; 0,45 (47-36 ; 0,972)	36>16 ; 0,041		167>87 ; <0,001	105>75 ; <0,001
LM x im Agar	50-29 ; 0,307	36-7 ; 0,109		167-87 ; 0,854	105<62 ; 0,014
oberflächlich x im Agra	90-29 ; 0,192	16-7 ; 0,769		87<87 ; <0,001	75<62 ; 0,025

Tabelle 19. Korrelationen zwischen verschiedenen untersuchten Parametern

Parameter	einfache Auswahl experimente
	n ; Spearman-Rho ; p-Wert
Fraßpräferenz x Eiablagepräferenz (nur Pilze ohne Kristalle und Fraßhemmstoffe)	18 ; 0,761 ; <0,001 9 ; 0,731 ; 0,025
Fraßpräferenz x maximale Gelegezahl (nur Pilze ohne Kristalle und Fraßhemmstoffe)	19 ; 0,061 ; 0,805 9 ; 0,1 ; 0,798
Eiablagepräferenz x maximale Gelegezahl	18 ; 0,293 ; 0,273
Fraßpräferenz x C-Gehalt	16 ; 0,287 ; 0,280
Fraßpräferenz x N-Gehalt	16 ; -0,087 ; 0,749
Fraßpräferenz x C/N-Verhältnis	16 ; 0,211 ; 0,433
Eiablagepräferenz x C-Gehalt	11 ; -0,431 ; 0,179
Eiablagepräferenz x N-Gehalt	11 ; -0,392 ; 0,233
Eiablagepräferenz x C/N-Verhältnis	11 ; 0,419 ; 0,199
maximale Gelegezahl x C-Gehalt	11 ; 0,007 ; 0,984

maximale Gelegezahl x N-Gehalt	11: 0,354; 0,286
maximale Gelegezahl x C/N-Verhältnis	11: -0,295; 0,379

Mehrfache Auswahlversuche

Fraßpräferenz x Eiablagepräferenz	23 ; 0,653 ; 0,001
Fraßspuren x Fraßpräferenz	23 ; 0,727 ; <0,001

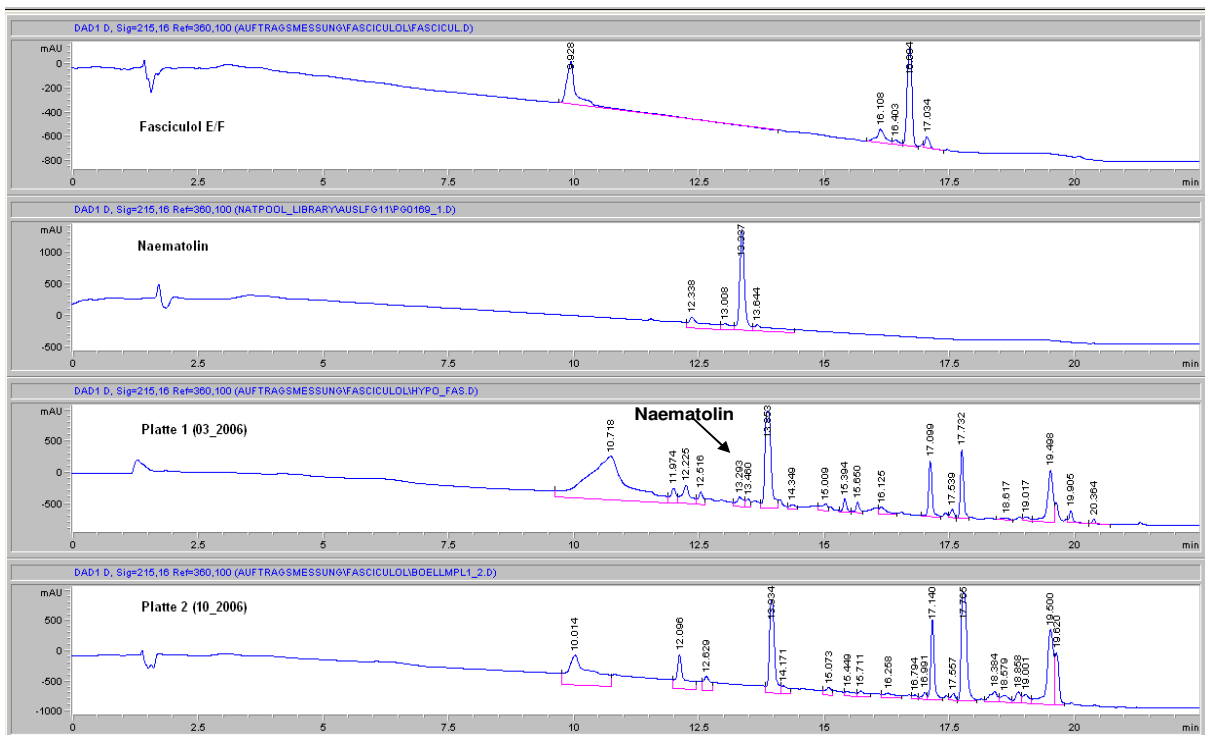


Abb. 53. UV-Chromatogramme der Pilzextrakte von Stamm *Hypholoma fasciculare* JB 16 (Platte 1) und SR1198 (Platte 2) und Vergleichssubstanzen bei 215 nm-Detektwellenlänge (analysiert und zusammengestellt vom HKI-Jena)

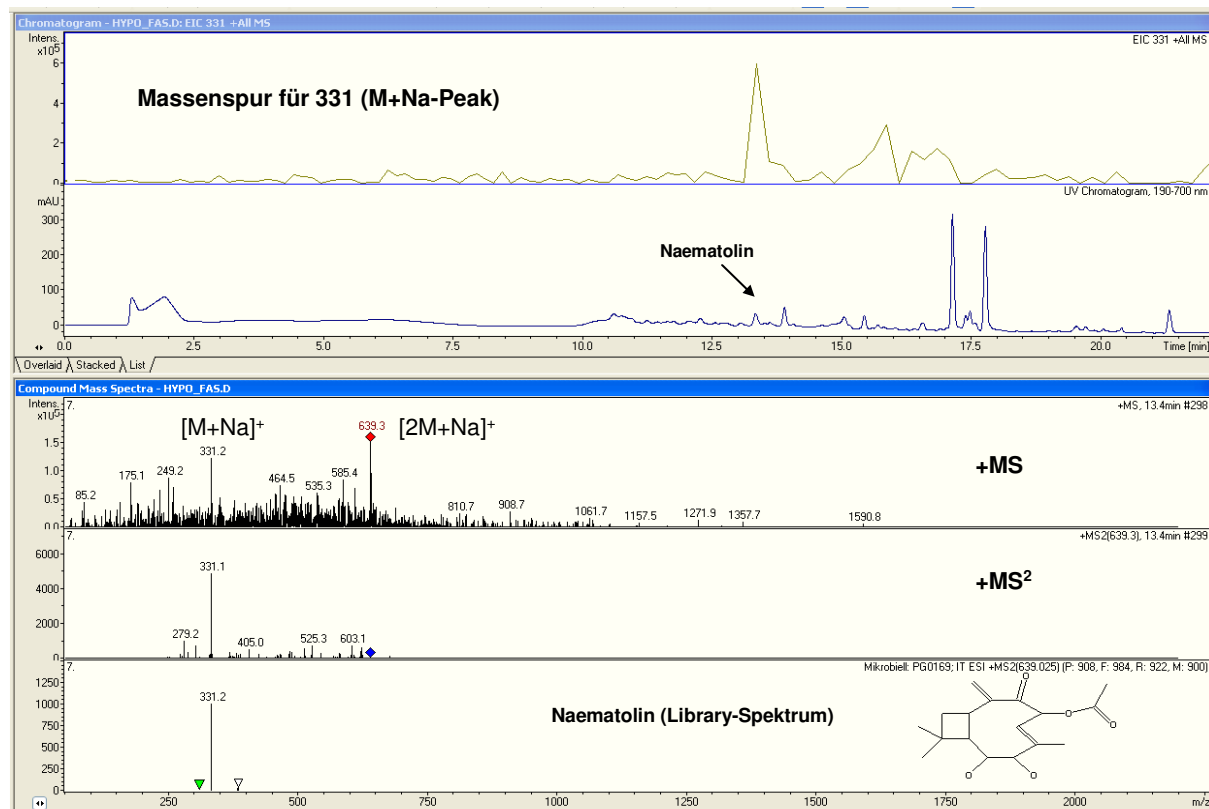


Abb. 54. Massenspektren für den Nachweis von Naematolin im Pilzextrakt von *Hypholoma fasciculare* JB 16 auf Platte 1 (analysiert und zusammengestellt vom HKI-Jena, März 2006).

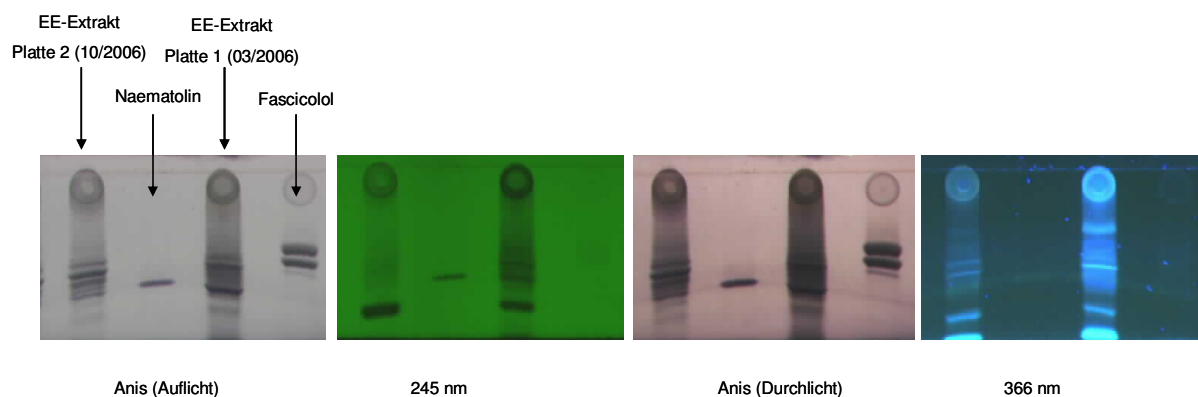


Abb. 55. Dünnschichtchromatographie zum Nachweis von Naematolin und Fasciculol bei den Stämmen *Hypholoma fasciculare* JB 16 (Platte 1) und SR1198 (Platte 2), (analysiert und zusammengestellt vom HKI-Jena)

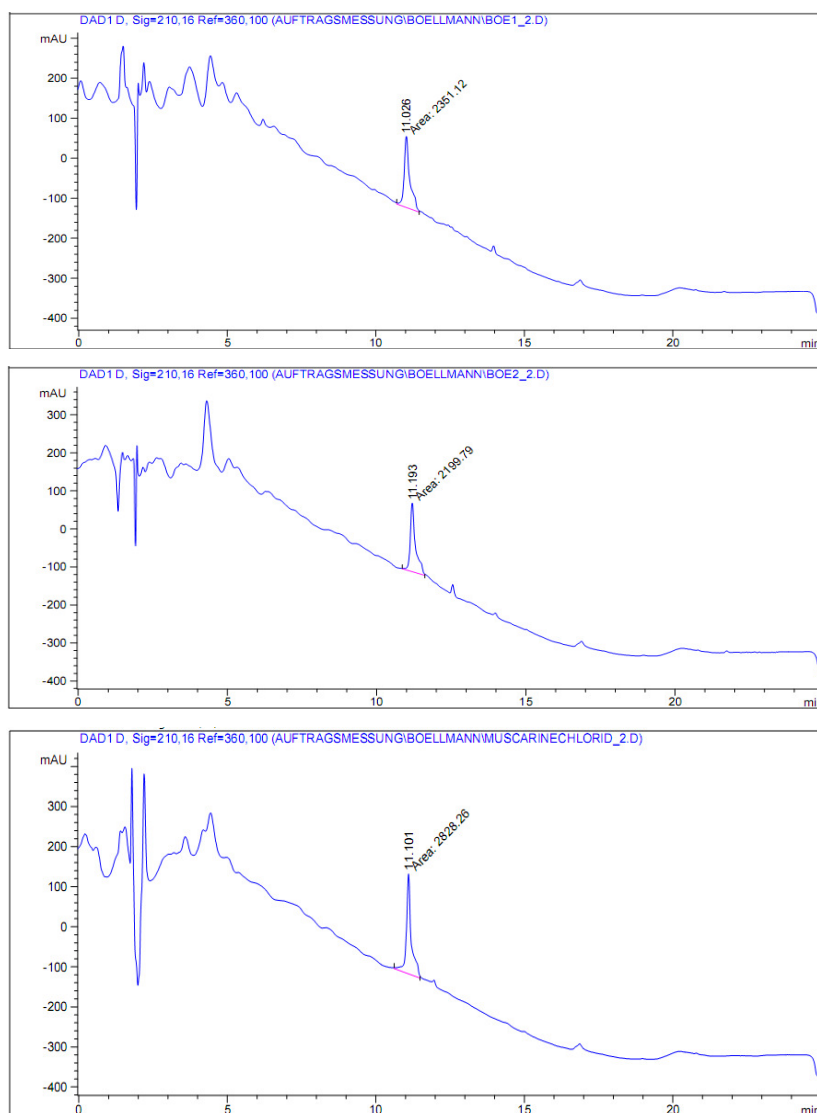


Abb. 56. HPLC (DAD1 D und anschließender UV-Absorptionsspektroskopie bei 210 nm) zum Nachweis von Muscarin im Stamm *Clitocybe phyllophila* SR1156, (analysiert vom HKI-Jena)

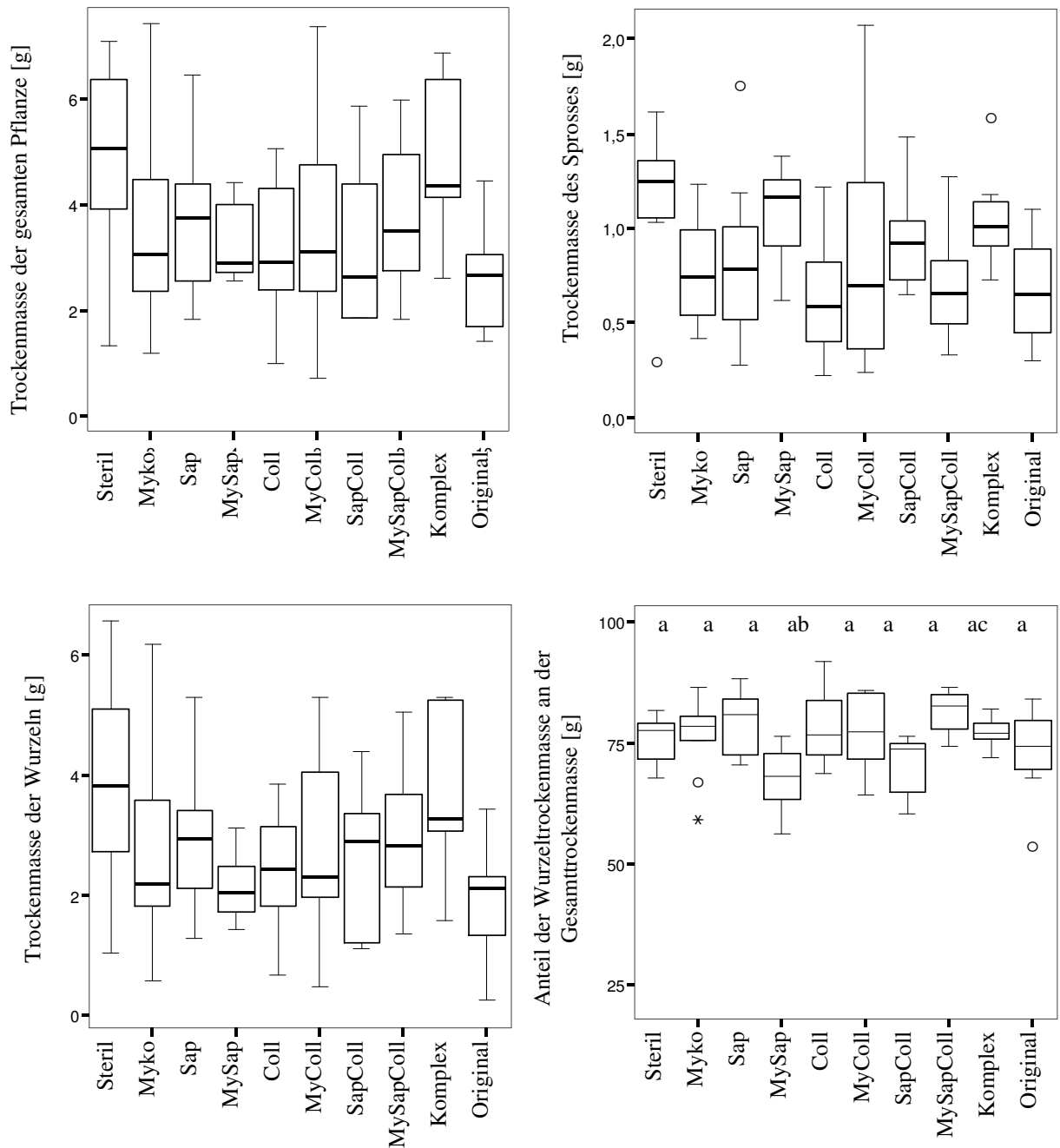


Abb. 57. Wachstumsparameter (Gesamttrockenmasse, Wurzel- und Sprosstrockenmasse in Gramm sowie der Anteil der Wurzeln an der Gesamttrockenmasse in %) für die einzelnen Kompinationen

Tabelle 20. Korrelationen zwischen einzelnen untersuchten Parametern im Gewächshausexperiment, TM: Trockenmasse, Wurzel %: prozentualer Anteil der Wurzeltrockenmasse an der Gesamttrockenmasse, Myco Total: Absolute Anzahl mykorrhizierter Wurzelspitzen, Myco %: Mykorrhizierungsgrad, Mycodunkel %: prozentualer Anteil der dunklen Mykorrhizen an der absoluten Mykorrhizenzahl, organischer C %: prozentualer Gehalt an organischem Kohlenstoff im Substrat, Wertepaare ohne Aussagekraft (Betrag des Koeffizienten $< 0,4$ bzw. $p > 0,2$) sind nicht angegeben

Anzahl der Stichproben	Alle Proben zusammengefasst				steriel		Mycorrhiza		Saprophyten		Mykorrhiza + Saprophyten	
	Pearson		n		p		Sperman		p		p	
Korrelation nach												
Fauna x TM gesamt	-0,216	0,03	109	-0,164	0,1							
Fauna x TM Wurzel	-0,216	0,03	109	-0,151	0,13							
Fauna x TM Spross	-0,155	0,11	109	-0,153	0,13							
Fauna x TM Wurzel %	0,001	0,99	109	0,036	0,72	0,46	0,26	0,55	0,16	0,1	0,473	0,28
Fauna x MycoTotal	-0,032	0,78	105	-0,028	0,78						0,18	0,18
Fauna x Myco%	0,095	0,33	108	0,177	0,07						0,18	0,18
Fauna x Mycodunkel %	-0,343	0,02	49	-0,37	0,01							
Fauna x organischer C %	-0,009	0,92	109	-0,005	0,96	-0,36	0,38	-0,62	0,08		-0,757	0,08
Myco Total x TM gesamt	0,401	0	111	0,372	0	0,55	0,16	0,5	0,2		0,505	0,07
Myco Total x TM Wurzel	0,436	0	111	0,391	0	0,56	0,15	0,62	0,1		0,538	0,05
Myco Total x TM Spross	0,181	0,06	111	0,175	0,07						0,276	0,34
Myco Total x TM Wurzel %	0,361	0	111	0,286	0					0,417	0,18	0,259
Myco Total x Myco %	0,605	0	111	0,684	0					0,42		
MycoTotal x organischer C %	-0,079	0,41		-0,038	0,69							
Myco % x TM gesamt	0,088	0,36	108	0,069	0,33						0,519	0,06
Myco % x TM Wurzel	0,145	0,14	108	0,15	0,12						0,519	0,06
Myco % x TM Spross	-0,125	0,19	109	-0,13	0,18							
Myco % x TM Wurzel %	0,352	0	106	0,317	0					0,402	0,2	0,133
Myco % x organischer C %	-0,005	0,96	111	-0,028	0,77							
TM gesamt x organischer C %	0,073	0,45		0,126	0,2							
TM Wurzel x organischer C %	0,055	0,57		0,084	0,39							
TM gesamt x TM Wurzel %	0,323	0	105	0,245	0,01							
TM Wurzel x TM Wurzel %	0,467	0	105	0,423	0							

Auszüge aus den GenBank- Datenbankeinträgen

FJ236016

BoelleArmillariaITS1FNL4, DNA isolated from pure culture, isolated from soil sample (Cottbus,Germany), Isolate JB 3, internal transcribed spacer 1, partial sequence, 5.8S ribosomal RNA gene, and internal transcribed spacer 2, 28S ribosomal RNA gene, partial sequence

GCTGACCTGTAAAGGGTATGTGCACGTTTCGACGTGTGCGTTCTATTCATCCACCTGTGCATCTTTGTAGACTTGATTAACCTT
TCGCTCTCGAGCGGTTAGAAGGGTTGCTTTTCGAGCTCCCTTTGTCTATCAAGTCTATGTCTATATAATCTCTTGTATGTCTAGA
ATGTCTTGTATTATGGGACGCAAGTCCTTTAAATCTTATACAACCTTTCAACAACGGATCTCTTGGCTCTCGCATCGATGAAGAAC
GCAGCGAAATGCGATAACTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAGTCTTTGAACGCACCTTGCGCCCTTTGGTATT
CCGAAGGGCATGCCTGTTTGTAGTGTCAATAATCTCAACCTTCCCTTCTTTCATTAGGAGTGC GGCGGATTGGATATGGGGG
TTTGCTGGTTTCTAACGAGATCAGCTCCTCTGAAATGCATTAGCAGAAACCGTTTGACTTTGGCTGCTAGGCTGTGATAATATC
TACGCCTTGGTAGTTGGGTCGGAATACGAGTCATACAGTGGTAACTAATCAGGCTTTCGAGTCTGGCTTANGATCGGTTTGGGA
AGGTGCTTAACGGCTCCTTTTGTCTTCTCCCTTTGCGGAGATACTTGTCGGATTCTAAGAGAGGAGTTGCTTAGCGCGAGCTTA
GCTTTCCTTGATTTTCCCTTGACTTTGTAGAAGGATTCAGCTTCTAACCGTCCATTGACTTGGACAATTTATTGACTATTTGA
CCTCAAATCAGGTAGGACTACCCGCTGAACTTAAGCATATCAATAAGCGGAGGAAAAGAACTAACAAGGATTCCTTAGTA
ACTGCGAGTGAAGAGGAAAAGCTCAAATTTAAATCTGGCAGCTTCGCTGTCCGAGTTGTAATTTAGAGAAGTGTACCCG
CGTTGGACCGTGTACAAGTCTCCTGGAACGGAGCGTCATAGAGGGTGAGAATCCCGTCTTTGACACGGACTACCAAGGCTTT
GTGGTACGCTCTCGAAGAGTCGAGTTGTTTGGGAATGCAGCTCTAAATGGGTGGTAAATTCCATCTAAAGCTAAATATTGGCG
AGAGACCGATAGCAAACAAGTACCGTGAGGGAAAGATGAAAAGAACTTTGAAAAGAGAGTTAAACAGTACGTGAAATTGTT
GAAAGGGAAACGCTTAAAGTCCAGTCGCGTTGGTTAGGAATCAGCCTTGGTTTCTTGGTGTACTTCTTAATCGACGGGTCA
ACATCAGTTTGTACCGTTGGATAAAGGTCGAGGGAATGTGGCACCTTCGGGTGTGTTATAGCCCTTGATTGTATACAGCGGTT
GGGACTGAGGAACTCAGCACGCCGAAAGGCCGGGTCTTG

FJ236017

BoelleDrechsleraITS1FNL4, DNA isolated from pure culture, isolated from soil sample (Cottbus,Germany), Isolate CB11005, internal transcribed spacer 1, partial sequence, 5.8S ribosomal RNA gene, and internal transcribed spacer 2, 28S ribosomal RNA gene, partial sequence

ATTACACAAATATGAAAGCAGACCCTCATTGGGGCGTAACGTCGCGCCGTGTCCGCAACGGCATATTGCTGTTGTGCTGACGC
GGCGGGGAGGTACGCCCTTTTGGGCCAGTCTGACTCCATATTCACCCATGTCTTTTGCCTACTACTTGTTCCTTGGCGGGTTC
GCCCGCCAATTGGACCCAATTAACCTTTTTTGTAAATTGCAATCAGCGTCAGCAAAACAATGTAATAAATTACAACCTTCAAC
AACGGATCTCTTGGTTCTGGCATCGATGAAGAACGCAGCGAAATGCGATAAGTAGTGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCAT
CGAATCTTTGAACGCACATTGCGCCCTTTGGTATTCCAAAGGGCATGCCTGTTTCGAGCGTCATTTGTACCCTCAAGCTTTGCTT
GGTGTGGGCGTTTTTGTCTCGGGTCCGCCCCGAGACTCGCCTTAAATCATTTGGCAGCCGGCCTACTGGTTTTCGGAGCGCAG
CACATTTTTCGCTCTGTCCAGTTGTGGTTTTCGCTCCATGAAGCGAATATTTCAACGTTTGACCTCGGATCAGGTAGGGATAC
CCGCTGAACTTAAGCATATCAATAAGCGGAGGAAAAGAAACCAACAGGGATTGCCCTAGTAACGGCGAGTGAAGCGGCAAC
AGCTCAAATTTGAAATCTGGCTTTTCAGGGTCCGAGTTGTAATTTGCAGAGGGCGCTTTGGCTTTGGCAGCGGTCCAAGTTC
CTTGGAACAGGACGTCACAGAGGGTGAGAATCCCGTACGTGGTTCGCTAGCTATTGCCGTGTAAAGCCCTTCGACGAGTCGA
GTTGTTTGGGAATGCAGCTCTAAATGGGAGGTAAATTTCTTCTAAAGCTAAATACTGGCCAGAGACCGATAGCGCACAAGTA
GAGTGATCGAAAGATGAAAAGCACTTTGGAAAGAGAGTCAAACAGCACGTGAAATTGTTGAAAGGGAAGCGCTTGCAGCCA
GACTTGCTTGCAAGTTGCTCATCCGGACTTTTGTCCGGTGCCTCTTCTGCAGGCAGGCCAGCATCAGTTTGGGCGGTGGGATA
AAGGTCTCTGTACGTACCTCTCTTCGGGGAGGCCTTATAGGGGAGACGACATACCACAGCCTGGACTGAGGTCCGCGCAT

FJ236018

BoelleSparassisJB10ITS1FNL4, DNA isolated from pure culture, isolated from fruit body (Cottbus,Germany), Isolate JB 10, internal transcribed spacer 1, partial sequence; 5.8S ribosomal RNA gene, complete sequence; and internal transcribed spacer 2, large subunit ribosomal RNA gene, partial sequence

TGCGTCTCGRCGCATGTTATATATAACTTTTCAGCGACGGATCTCTTGGCTCTCGCATCGATGAAGAACGCAGCGAAACGCGAT
AAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAACGCACCTTGCCTCCTCGGTATTCCGAGGAGCATGCCT
GTTTGAGTGTGCATAGAAATTATCAACCCCTTCTCCTTATTGGTGGTGGGGCTTGGACTTGGAGGCTTTGCGGGCTTTTAAACG
AGTCGGCTCCTCTTAAATGCATTAGCTCGAACCCCTTGC GGATCAGCCATCGGTGTGATATAATGTCTACGTCGTGGTCTGTGAG
CGTCGGATCGGCTTCTAATGGTCCCTTTCGGAGACGRAWTTGAACTTGTGACCTCAAATCAGGTAGGACTACCCGCTGAACTT
AAGCATATCAATAAGCGGAGGAAAAGAACTAACAAGGATTCCCCTAGTAAGTGCAGTGAAAGCGGGAAGAGCTCAAATTT
AAAATCTGGCGGCGTCTCGTCGTCCGAGTTGTAATCTGGAGAAGCGACATCCGCGCTGGACCGTGTACAAGTCTCTTGGAAA
AGAGCGTCGTAGAGGGTGACAATCCCGTCTTTGACACGGACCGCCAGGGCTTTGTGATGCGCTCTCGATGAGTCGAGTTGTTT
GGGAATGCAGCTCAAAATGGGTGGTAAATTCATCTAAAGCTAAATATTGGCGAGAGACCGATAGCGAACAAGTACCGTGAG
GGAAAGATGAAAAGAACTTTGGAAAGAGAGTTAAACAGTATGTGAAATCGCTGAAAGGGAACGCTTGAAGTCAGTCGCGT
CGGTCRGAATTCAGCCTTGCTCACGCTCGGTGTACTTTCTGACCGACGGGTCAGCATCGATTTTGACGGTCGGATAAAGGTCG
AGGGAATGTGGCACCTTCGGGTGTGTTATAGCCTTCGGTYGGGATACGACGGTCGGGATCGAGGAAAACCGGGCGCTTTCGC
G

FJ236018

BoelleHypholomaJB16ITS1FNL4, DNA isolated from pure culture, isolated from fruit body (Cottbus,Germany), isolate JB 16, internal transcribed spacer 1, 5.8S ribosomal RNA gene, and internal transcribed spacer 2, 28S ribosomal RNA gene partial sequence

ATTGAATAAACCTGGCTTGNTTGATGCTGGTCTTTTCGGAGACATGTGCACACCTTGTYATCTTTATATCTCCACCTGTGCACC
TTTTGTAGACCTGGATTCAACTTTCCGAGGAAACTCGGTTGTGAGGAATTGCTTAATAGGCTTTCCTTGTTAGTTTCCAGGGCT
ATGTTTTCATATACACCTTAAGAATGTAAACAGAATGTCATTATTAGGCTTAATTGCCTTATAAACTATATACAACCTTTCAGCAA
CGGATCTCTTGCTCTCGCATCGATGAAGAACGCAGCGAAATGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGAATTCAGTGAATCATCG
AATCTTTGAACGCACCTTGCCTCCTTGGTATTCCGAGGAGCATGCCTGTTTGAGTGTCAATAATTCTCAACCTTTATTAAT
TTTTGGTTAGTAAGTGGATTGGAAGTGGGGCATGTTGGTTTCTTCATTGAAATAAACTCCCTGAAATGCATTAGCTGGTTG
CCTTGTCGAACATGTCTATTGGTGTGATAATTATCTACGCCGTGGGCTATTTGCCGTTTATAGCACTGCTTATAATCGTCTGT
TCATTACAGACAATATATGACAATTTGACCTCAAATCAGGTAGGACTACCCGCTGAACTTAAGCATATCAATAAGCGGAGGAA
AAGAACTAACAAGGATTCCCCTAGTAAGTGCAGTGAAAGCGGGAAGCTCAAATTTAAATCTGGCAGTCTTTGGCTGTC
CGAGTTGTAATCTAGAGAAGTGTATCCGCGCTGGACCGTGTACAAGTCTCCTGGAATGGAGCGTCATAGAGGGTGAGAATC
CCGCTCTTGACACGGACTGCCAGGGCTTTGTGATGCGCTCTCAAAGAGTCGAGTTGTTTGGGAATGCAGCTCAAAATGGGTGG
TAAATTCCATCTAAAGCTAAATATTGGCGAGAGACCGATAGCGAACAAGTACCGTGAGGGAAGATGAAAAGAACTTTGGA
AAGAGAGTTAAACAGTACGTGAAATTGCTGAAAGGGAACGCTTGAAGTCAGTCGCATTGTGTGGGAATCAACCTTGCTTTT
GCTGGGCGTATTTCCATATGATGGGTGAGCATCAATTCGACCGTTGGATAAAGTTCAAGGGAATGTGGCATCTTCGGATGT
GTTATAGCCCTTGTTGTATACAACGATTGGGATTGAGGAACTCANCACGCCGAAAGGCCGGGTCTCGTACC

FJ236020

BoelleLactarJB9ITS1F, DNA isolated from pure culture, isolated from fruit body (Cottbus, Germany), isolate number JB 9, internal transcribed spacer 1, partial sequence

CATCTCASCCTTTTGTGCACCACCGCGTGGGCACCCCTTCGGGATCAAACCGATCCAGGAAGGGGGCTTGCGTTTTTCATACAAA
CCCCTTTTTAAAGTGTAGAATGACCCCATTTTTT

FJ236021

BoelleLactarJB9NL4RevComp, DNA isolated from pure culture, isolated from fruit body (Cottbus, Germany), isolate number JB 9, internal transcribed spacer 2, partial sequence, 28S ribosomal RNA gene, partial sequence

TAGTAAGTGCAGTGAAGCGGGAAAAGCTCAAATTTAAAATCTGGCGGTCTTTGGCCGTCCGAGTTGTATTTAGAGAAGCGT
CTTCCGCGCCCGACCGTGCACAAGTCTCCTGGAATGGAGCGTCATAGAGGGTGAGAATCCCGTCTTTGGCACTGGATGCCTGG
TGCTCTGTGATGCGCTCTCGAAGAGTCGAGTTGTTTGGGAATGCAGCTCAAAATGGGTGGTGAAGTCCATCTAAAGCTAAATA
TTGGCGAGAGACCGATAGCGAACAAGTACCGTGAGGGAAAAGATGAAAAGCACTTTGGAAAGAGAGTGAAAACAGTACGTGAA
ATTGTTGAAAGGGAAACGCTTGAAGTCAAGTCGCGTCGACCGAGACTCAGCCTTGCTCGGCTTGGTGTACTTCTCGGCCCGA
CGGGTCAGCGTCAATTTTGCCCTCGGATAATGGCAAGGGAAAGGTGGC

FJ236022

BoelleMacrolepJB17ITS1F, DNA isolated from pure culture, isolated from fruit body (Cottbus, Germany), isolate number JB 17, 18 S ribosomal RNA, partial sequence, internal transcribed spacer 1, partial sequence

GGTGAACCTGCGGAAGGATCATTATTGAATATACTTGATGGGTTGTAGCTGGCTCTCCGGAGCATTGTGCACACCTGTCTTGT
TTTTTATTTCATCCACCTGTGCACTTTTTGTAGTCTTCTAGGGATTGAGAGCAGCCAACTATCGAGTCTTCTCGGATGTGAGGA
ATGCTTGCGCAAAAAA

FJ236023

PhialocMAG1ITS1F, DNA isolated from pure culture, dark pigmented fungus, isolated from pine roots (*Pinus sylvestris*)(Mining district Nochten, Germany), isolate MAG1, ribosomal RNA

TTGGCAACATGATCTGAATTGCGNGATCTCCGTAATGCTTGATGGTACCAACTGTCCCTAGATCATAGGGGTAGGGCCTGTT
CTAACAGGGTGGTCAGAACCCATCGAGATACTACAATGGATTATCCGCAGCGAACTTTTACCGCACTTTTGCGGTAGAAGT
CCGTTACAGACTAAGTGGTCATGGGCAGCAAGTCTGTCTAAGATATAGTCGGTCCCAGGGAGAAAACCTTGCGGAGAAAGTC
ACTGGTAGATCCAAAGAAGCTGAAGTACTGAACTGTCAAAATCATCATTGAAAAGCATCGGAATGTATCGATTAAGTCTAT
GTGGGTATATAAAATCAAAACAAAAGCGCAGCACTCTTTCAAGAGTAGAAGGCTGGAATGTATGGAGTAGCCTGGGAAGATG
GATAATTTACCCAGCTACCCGGAGTTCCTGTTCAT

FJ236024

PhialocMAG1NL4LG2RevComp, DNA isolated from pure culture, dark pigmented fungus, isolated from pine roots (*Pinus sylvestris*) (Mining district Nochten, Germany), isolate MAG1, 28S ribosomal RNA gene, partial sequence

GTCCAATAAGCGGAGGAAAAGAAACCAACAGGGATTGCCTCAGTACCGCGAGTGAAGCGCAACAGCTCAAATTTGAAAG
CTGCCAACAGGCCCGCTTGTAATTTGTAGAAGCTGCTTTGGGTGTGCGCCCGGTCTAAGTTCCTTGGAACAGGACGTCATAGA
GGGTGAGAATCCCGTATGTGATCGGTGCCGTGCCGTGTAAAGCGCTTTCGACGAGTCGAGTTGTTTGGGAATGCAGCTCAA
AATGGGTGGTAAATTSATCTAAAGCTAAATATTGGCCAGAGACCGATAGCGCACAAAGTAGAGTGATCGAAAGATGAAAAGC
ACTTTGTGAAAKATCAGTTAAACAGTANGTCAAATTTGTGAAAGGGAAGCGCTTGCAACCAGACTTCNGGGYGGTTCGATCAT
CTTATGTTANATACGGACCATCTTGGTCATTTAGARGAAGTAACCGTCTTGAAACACGGACCATCTTGGTCATTTAGAGGAA
GTAACCCGTCTTGAAACACGGACCATCTTGGTCAGNTAGAACNAGTAACNGTCTGAAACNGNNACNAGCTGGACATTAGAN
AANACAAGGTT

FJ236025

HS4ZALFITS1F, DNA isolated from pure culture, Isolate HS4 equal to EW76 (ZALF, Germany), ectomycorrhiza morphotyp *Pinirhiza sclerotia*, ribosomal RNA

TGAAAATAATGGATGTCYKTCGCAAGTTAACCTTAGGGTTGGCAACATGATCGAATTGCGGGGATCTCCTAATGCTTGATGGTA
CCAACTGTCCCTAGATCATAGGGGTAGGGCCTGTTCTAACAGGGTGGTCAGAACCCATCGAGATACTACAATGGATTATCCGC

AGCGAAACTTTTACCGCAACTTTTGCGGTAGAAAGTCCGTTACACAGACTAAGTGGTCATGGGCAGCAAGTCTGTCTAAGATATA
GTCGGTCCCAGGGAGAAACCCCTGGGGAGAAAGTCACTGGTAGATCCAAAGAAGCTGAAGTCACTGAAACTGTCAAAATCAA
AAATGTAGTGTGTAGCTTGATGGAAGACCAAAGAGTAGAAGAAGTTGATGTGGGGCTGCGTTGCTTGAAGAGTGGGAGGTGG
GAGGTGGGAGGTGG

FJ236026

HS4ZALF NL4RevComp, DNA isolated from pure culture, Isolate HS4 equal to EW76 (ZALF, Germany), ectomycorrhiza morphotyp *Pinirhiza sclerotia* (*Pinus sylvestris*), internal transcribed spacer 2, 28S ribosomal RNA gene, partial sequence

TGACAGACTCCGCTATAGAGTTCNCCGGTCGCTSGCTAGAACCCCTCATTTTTACAGGTTGACCTCGGATCAGGTAGGGAT
ACCCGCTGAACCTTAAGCATATCAATAAGCGGAGGAAAAGAAACCAACAGGGATTGCCTCAGTAACGGCGAGTGAAGCGGCA
ACAGCTCAAATTTGAAAGCTGCCAACAGGCCGCGTTGTAATTTGTAGAAGCTGCTTTGGGTGTCGGCCCGGTCTAAGTTCCTT
GGAACAGGACGTCATAGAGGGTGAGAATCCCGTATGTGATCGGTGCCGTGCCCGTGTAAGCGCTTTCGACGAGTCGAGTT
GTTTGGGAATGCAGCTCAAAATGGGTGGTAAATTTTCATCTAAAGCTAAATATTGGCCAGAGACCGATAGCGCACAAAGTAGAG
TGATCGAAAGATGAAAAGCACTTTGGAAAGAGAGTTAAACAGTACGTGAAACTTGTGAAAGGGAAGCGCTTGCAACCAGA
CTTGCGGGCGGTGCGATCATCCGAGGTTCTCCCCGCTGGGG

FJ236027

030705DASP1-2, dark pigmented fungus, DNA isolated from pure culture, isolated from pine roots (*Pinus sylvestris*)(Mining district Nochten, Germany), isolate 030705D, 18S ribosomal RNA gene, partial sequence

AAGTCTGGTGCCAGCAGCCGCGTAATTCCAGCTCCAATAGCGTATATTAAGTTGTTGCCGTTAAAAAGCCTCGTAGTTGAA
CCTTGGACCTGGGTGATCCTGTCTCCCTAATCGAGCGCACGGATTCCGGTCGGGTCTTTCCTTCTGGGGAGCCCTATGCCCTTC
ACTGGGTGTAGTGGGGAACCAGGACTTTTACCTTGAAAAAATTAGAGTGTTCAAAGCAGGCCTTTGCTCGAATACATTAGCAT
GGAATAATAGAATAGGACATCGGTTCTATTTTGTGGTTTCTAGGACCGCTTGAATGATTAATAGGGGATAGTCGGGGGCGT
CAGTATTCAATTGTCAGAGGTGAAATTCTTGGATTTATTGAAGACGTAACACTACTGCGAAAGCATTCCGCCAAGGATGTTTTCAT
TAATCAGTGAACGAAAGTTAGGGGATCGAAGACGATCAGATACCGTCGTAGTCTTAACCATAAACTATGCCAC

FJ236028

030705DMWLR1, dark pigmented fungus, DNA isolated from pure culture, isolated from pine roots (*Pinus sylvestris*)(Mining district Nochten, Germany), isolate 030705D, 28S ribosomal RNA gene, partial sequence

GGAGGAAAAGAAACCAACACGGGATTGCCTCAGTAACGGCGAGTGAAGCGGCAACAGCTCAAATTTGAAAGCTGCCAACAG
GCCGCGTTGTAATTTGTAGAAGCTGCTTTGGGTGTCGGCCCGGTCTAAGTTCCTTGAACAGGACGTCATAGAGGGTGAGAAT
CCCGTATGTGATCGGTGCCGTGCCCGTGTAAGCGCTTTCGACGAGTCGAGTTGTTGGGAATGCAGCTCAAAATGGGTGGT
AAATTTTCATCTAAAGCTAAATATTGGCCAGAGACCGATAGCGCACAAAGTAGAGTGATCGAAAGATGAAAAGCACTTTGGAAA
GAGAGTTAAACAGTACGTGAAATTGTTGAAAGGGAACGCTTTGAAGT

FJ236029

boelleMK38ITS1F-NL4, DNA isolated from pure culture, isolated from ectomycorrhizal root tip (*Pinus sylvestris*), (Mining district Nochten, Germany), isolate MK38, internal transcribed spacer 1, partial sequence, 5.8S ribosomal RNA gene, and internal transcribed spacer 2, complete sequence; and 28S ribosomal RNA gene, partial sequence

GGACCTTTCGCCGTATGGGCGCGGGGCGGACCCGCGTCTTCATATACCTCTTCGTGTAGAAAGTCTTTGAATGTTTTACCATCA
TCGAGTCGCGACTTCTAGGAGACGCGATTCTTTGAGAAAAAAGTTATTACAACCTTCAGCAACGGATCTCTTGGCTCTCGCAT
CGATGAAGAACGCAGCGAATCGCGATATGTAATGTGAATTGCAGATCTACAGTGAATCATCGAATCTTTGAACGCACCTTGC
GCTCCTCGGTGTTCCGAGGAGCATGCCTGTTGAGTGTACAGTAAATTCTCAACCCCTCTCGATTGCTTCGAGCGGGTGCTTGG

ATGTTGGGGGCTGCCGGAGACACTGGAYTCGTCCAGGACTCGGGCTCCTCTTAAATGAATCGGCTCGCGGTGCGACTTTTCGACT
 TTGCATGACAAGGCCTTTGGCGTGATAATGATCGCCGTTTCGCCGAAGTGCAAGACAGAATGGTCCCGTGCCTCTAATGCGTCG
 ACGCCTCTAGGGGCGTCTTCCTCATTGACGTTTGACCTCAAATCAGGTAGGACTACCCGCTGAACCTTAAGCATATCAATAAGC
 GGAGGAAAAGAACTAACAAGGATTCCCCTAGTAAGTGCAGTGAAACCGGAAAAGCTCAAATTTTGAATCTGCGGTCTTCA
 GGCCGTCCGAGTTGTATCTAGAGAAGCGTCTTCGCGCTGGACCGTGTATAAGTTTCCTGGAATGGAACGTCGTAGAGGGTGA
 GAATCCCGTCTTTGACACGGACTGCCAGGGCTATGTGATGCGCTCTCGACGAGTCGAGTTGTTTGGGAATGCAGCTCAAATAG
 GGTGGTAAATTCCATCTAAAGCTAAATACAGGCGAGAGACCGATAGCGAACAAGTACCGTGAGGGAAAGATGAAAAGAACT
 TTGAAAGAGAGTTAAACAGTACGTGAAATTGCTGAAAGGAAACGCTTGATGTCAGTCGCGTCGGCCGGGGATCAGCCTTG
 CTCTTTTGCTCGGTGTATTTCTGGCAGACGGGTCAGCATCGGTTTTGACCGTCGGAATAATGGCTGGAGGAATGTGGCACTCC
 TCGGAGTGTG

FJ236030

boelleJB15ITS1F-NL4, DNA isolated from pure culture, isolated from fruit body, (Cottbus, Germany) isolate JB15, internal transcribed spacer 1, partial sequence; 5.8S ribosomal RNA gene, and internal transcribed spacer 2, complete sequence; and 28S ribosomal RNA gene, partial sequence

TTCCGGACCTTTTCGCCGTATGGGCGCGGGGCGACCCGCGTCTTCATATACCTCTTCGTGTAGAAAGTCTTTGAATGTTTTACCA
 TCATCGAGTCGCGACTTCTAGGAGACGCGATTCTTTGAGAAAAAAGTTATTACAACCTTCAGCAACGGATCTCTTGGCTCTCG
 CATCGATGAAGAACGCAGCGAATCGCGATATGTAATGTGAATTGCAGATCTACAGTGAATCATCGAATCTTTGAACGCACCTT
 GCGCTCCTCGGTGTTCCGAGGAGCATGCCTGTTTGAGTGTGAGTAAATTCTCAACCCCTCTCGATTTGCTTCGAGCGGGTGCTT
 GGATGTTGGGGGCTGCCGGAGACACTGGATTTCGTCCAGGACTCGGGCTCCTCTTAAATGAATCGGCTCGCGGTGCGACTTTTCA
 CTTTGCATGACAAGGCCTTTGGCGTGATAATGATCGCCGTTTCGCCGAAGTGCAAGACAGAATGGTCCCGTGCCTCTAATGCGT
 CGACGCTCTAGGGGCGTCTTCCTCATTGACGTTTGACCTCAAATCAGGTAGGACTACCCGCTGAACCTTAAGCATATCAATAA
 GCGGAGGAAAAGAACTAACAAGGATTCCCCTAGTAAGTGCAGTGAAACCGGAAAAGCTCAAATTTTGAATCTGGCGGTCT
 TCAGGCCGTCCGAGTTGTAATCTAGAGAAGCGTCTTCGCGCTGGACCGTGTATAAGTTTCCTGGAATGGAACGTCGTAGAGG
 GTGAGAATCCCGTCTTTGACACGGACTGCCAGGGCTATGTGATGCGCTCTCGACGAGTCGAGTTGTTTGGGAATGCAGCTCAA
 ATAGGGTGGTAAATTCCATCTAAAGCTAAATACAGGCGAGAGACCGATAGCGAACAAGTACCGTGAGGGAAAGATGAAAAG
 AACTTTGGAAAGAGAGTTAAACAGTACGTGAAATTGCTGAAAGGAAACGCTTGATGTCAGTCGCGTCGGCCGGGGATCAGC
 CTTGCTCTTTTGCTCGGTGTATTTCTGGCAGACGGGTCAGCATCGGTTTTGACCGTCGGAATAATGGCTGGAGGAATGTGGCA
 CTCCTCGG

FJ236031

boelleXeBaITS1F, DNA isolated from pure culture, isolated from fruit body, (Cottbus, Germany) isolate JB 19, 18S ribosomal RNA gene, partial sequence; internal transcribed spacer 1, 5.8S ribosomal RNA gene, and internal transcribed spacer 2, complete sequence; and 28S ribosomal RNA gene, partial sequence

TCCGTAGGTGAACCTGCGGAAGGATCATTATCGAACAAGAAGGGGGAAAGACTGTCGCTGGCGAAAGCATGTGCACGTCCA
 ACCTTTTCTATTACACACCCGTGCACCTTTTGTAGGTCCTCGAAAGAGGATCTATGTATTCATCATCACACCTATCGTATGTC
 TAGAATGTCATCGTCGACCACTGGGCGGCGAAATAATAATAACAACCTTTCAGCAACGGATCTCTTGGCTCTCGCATCGATGAA
 GAACGCAGCGAATTGCGATAAGTAATGTGAATTGCAGATTTTCAGTGAATCATCGAATCTTTGAACGCACCTTGCGCTCCTTG
 GTATTCCGAGGAGCATGCCTGTTGAGTGTGATTAAATTCTCAACCATGACTTTGTTGACATGGCTTGGAGTTGGGGGTTGCTG
 GCTTGTGTTGTCAGCTCTCTGAAATACATTAGCGGTGGACAAGCAAGGCCTTCGACGTGATAATGATCGTCGTGGGGCGGAG
 CATCAACGTCTGTCTGCTTCTAAATCCCAGATGCCTTAGCTAGACATCATTTTGAACGCTTGACCTCAATCGGAG